Lichtintensität und Substrat bei der Lichtkeimung

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt der

Hohen naturwissenschaftlichen Fakultät der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

von

Albert Ottenwälder

aus Neckarsulm

Mit 8 Textfiguren

Tübingen
1914

Lichtintensität und Substrat bei der Lichtkeimung

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt der

Hohen naturwissenschaftlichen Fakultät der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

von

Albert Ottenwälder

aus Neckarsulm

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Mit 8 Textfiguren

Tübingen
1914

Von der Fakultät angenommen
am 7. Juli 1914
Referent: Prof. Dr. v. Vöchting

(Abdruck aus der Zeitschrift für Botanik, 6. Jahrgang, Heft 10)
Verlag von Gustav Fischer in Jena

Meinen lieben Eltern!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552714_0050

Lichtintensität und Substrat bei der Lichtkeimung.

Von

Albert Ottenwälder.

Mit 8 Figuren im Text.

Aus dem botanischen Institut der Universität Tübingen.

Einleitung.

Über den Einfluß des Lichtes auf die Samenkeimung sind in den letzten Jahren zahlreiche Arbeiten ausgeführt worden. Während man aber anfänglich den übrigen bei der Keimung maßgebenden Faktoren nicht die genügende Beachtung schenkte, ist in jüngerer Zeit immer mehr erkannt worden, daß bei der Samenkeimung ebenso wie bei jedem anderen physiologischen Prozesse einerseits auf innere, von der Mutterpflanze überkommene Bedingungen, andererseits auf alle von außen kommenden Einflüsse Rücksicht genommen werden muß. Eine eingehende historische Übersicht über das Problem der Lichtkeimung zu geben, kann ich mir ersparen, da verschiedene Zusammenstellungen hierüber aus nicht weit zurückliegender Zeit vorliegen. Ich werde im folgenden daher näher nur auf die neuesten Arbeiten eingehen und die älteren nur insofern in Betracht ziehen, als sie von Bedeutung für meine Erörterungen sind.

Nach den bisherigen Untersuchungen ist bekannt, daß von inneren Bedingungen insbesondere die Nachreifeerscheinungen der Samen die Lichtkeimung beeinflussen (Jönsson 1883, Heinricher 1899, Kinzel 1907).

Von äußeren Einflüssen spielt vor allem die Temperatur eine ausschlaggebende Rolle. Cieslar 1883, Kinzel 1907, Lehmann 1911 und 1912, Gaßner 1911, Baar 1912). Die wich-

tigste Feststellung über den Temperatureinfluß ist, daß Samen, welche bei einer bestimmten Temperatur nur im Lichte keimen, bei höheren Temperaturen auch im Dunkeln zum Keimen zu bringen sind. Auch hat Baar gefunden, daß gewisse Samen je nach der Temperatur durch das Licht gefördert oder gehemmt werden. Diese starke Abhängigkeit von der Temperatur konnte im Laufe meiner Untersuchungen immer bestätigt werden. Doch wurden von mir spezielle Versuche über Temperatureinflüsse im Laufe meiner Untersuchungen nur insoweit angestellt, als sie zur Ausführung der vorliegenden Arbeit notwendig waren.

Über die Mitwirkung des Substrates sind schon verschiedene Untersuchungen ausgeführt worden (Lehmann 1909, Gaßner 1911, Becker 1912, Lehmann und Ottenwälder 1913.) Durch diese ist festgestellt worden, daß bei bestimmten Samen, die auf Filtrierpapier, welches mit destilliertem Wasser getränkt war, nicht keimten, unter denselben übrigen Bedingungen auf Erde, Knopscher Nährlösung, Säuren eine Keimung erfolgte. Doch waren die über die Substratwirkung angestellten Versuche erst an wenigen Säuren durchgefüht worden. Auch sind erst vorläufige Versuche über den Einfluß schwacher Säuren bei der Lichtkeimung veröffentlicht worden. Es war vor allem noch zu untersuchen, wie weit verbreitet diese Säurewirkung ist, und wie sie sich im einzelnen äußert.

In neuester Zeit hat man auch der Lichtintensität, welche bei der Keimung wirksam ist, einige Aufmerksamkeit zugewandt. Nach den Angaben Gaßners (1911) und Haacks (1912) war zu schließen, daß die Samen verschiedener Pflanzen durch sehr verschiedene Intensitäten beeinflußt werden. Auch geht schon aus den Versuchen Lehmanns (1912, S. 368) hervor, daß die Keimung von Samen derselben Pflanze bei Bestrahlung durch verschiedene Intensitäten sehr verschieden verläuft. Doch fehlten hierüber noch genauere Versuche. Es ist bis jetzt nichts bekannt über den Verlauf der Wirkung verschiedener Intensitäten auf dieselben Samen und über die untere Grenze des wirksamen Lichts, ebensowenig über eine eventl. Abhängigkeit der Intensität von der Temperatur. Diese Probleme werden in den folgenden Untersuchungen in erster Linie zur Behandlung kommen.

Ein weiterer Faktor, der bei der Lichtkeimung maßgebend ist, ist der Sauerstoff der Luft. Dies ergab sich insbesondere aus den Untersuchungen Gaßners (1911). Von mir wurden jedoch keine speziellen Untersuchungen über den Einfluß des Sauerstoffs angestellt. Dieser wurde nur insofern berücksichtigt, als bei den Versuchen immer eine regelmäßige Lüftung des Versuchszimmers vorgenommen wurde.

Die in der vorliegenden Arbeit niedergelegten Untersuchungen beschäftigen sich also in der Hauptsache mit der Frage: wie wird die Keimung »lichtempfindlicher« Samen durch die Lichtintensität und das Substrat beeinflußt? Berücksichtigung fanden aber nur solche Samen, die vom Licht in der Keimung gefördert werden. Samen, die vom Licht in der Keimung gehemmt werden, wurden von mir nicht untersucht. Zunächst werde ich nach Erörterung des Methodischen einige notwendige Voruntersuchungen zusammenstellen.

Methodisches.

Die Versuche wurden im großen und ganzen in derselben Weise angestellt und ausgeführt, wie es von Lehmann (1912 S. 492) im einzelnen beschrieben ist. Abgesehen von einem geringen Teil der Versuche, die im Laboratoriumszimmer oder in der Vermehrung zur Ausführung kamen, wurde als Versuchsraum das Dunkelzimmer des botanischen Institutes in Tübingen benützt, das während dieser Zeit ausschließlich für meine Versuche zur Verfügung stand. Die Versuche befanden sich hier in zwei Rodewaldschen Keimapparaten bei konstanten Temperaturen; auf konstante Temperaturen wurde ganz besonders geachtet. Versuche, bei denen Temperaturschwankungen von einem Grad und darüber beobachtet wurden, sind im folgenden grundsätzlich nicht in Betracht gezogen worden. Im allgemeinen betrugen diese Schwankungen nicht mehr als ½ Grad.

Gleichmäßige Feuchtigkeit wurde dadurch zu erreichen gesucht, daß in die zu den Versuchen benützten Petrischalen stets die gleiche Anzahl von Filtrierpapierlagen gebracht wurde, und diese mit gleichen Flüssigkeitsmengen (meist 12 bis 15 ccm) befeuchtet wurden. Außerdem war durch ständiges Nachsaugen

von Wasser durch die Unterlage eine feuchte Atmosphäre in der Umgebung der Schalen hergestellt. So wurde ein Austrocknen des Filtrierpapiers vermieden; trockneten dennoch manchmal einzelne Schalen schneller aus, so wurde mit Wasser, das im Keimapparat vorgewärmt war, nachgegossen. Zu stark ausgetrocknete Schalen wurden natürlich nicht berücksichtigt. In den allermeisten Fällen diente als Substrat chemisch reines säurefreies Filtrierpapier (Schleicher und Schüll Nr. 595). Dieses wurde mit destilliertem Wasser, das im Institut hergestellt wurde, in eben angegebener Weise befeuchtet. Über andere Substrate wird an den betreffenden Stellen Näheres angegeben werden.

Die Beleuchtung geschah, abgesehen von den im Laboratoriumszimmer und in der Vermehrung ausgeführten Versuchen, welche dem Tageslicht ausgesetzt waren, durch künstliches Licht, das ununterbrochen während der ganzen Zeit der Versuche leuchtete. Anfänglich diente als Lichtquelle Gaslicht (Grätzinlampe), später kam elektrisches Licht (Osramlampen) zur Verwendung. Über letzteres werden weiter unten nähere Angaben gemacht.

Die Verdunklung der Schalen geschah mittels Blechbüchsen.

Wie schon angeführt, wurde auch für genügende Durchlüftung des Versuchsraums gesorgt.

Material.

Die Samen, die ich zu meinen Versuchen verwendet habe, sind zum allergrößten Teil auch von mir geerntet worden. Ein geringer Teil wurde von Haage & Schmidt bezogen. So war, abgesehen von den letzteren, die Herkunft und der genaue Tag der Ernte, und damit das Samenalter bekannt. Bei der Ernte habe ich, soweit es möglich war (so bei Verbascum und Scrophularia), nur Samen derselben Pflanze entnommen, bei anderen aber stammten die Samen von Pflanzen, die auf einem möglichst eng begrenzten Raum zu finden waren (so bei den Epilobium-Arten, Oenothera biennis, Ranunculus), so daß sowohl die auf die Samen während der Reife einwirkenden äußeren Bedingungen als auch die inneren Verhältnisse bei den miteinander in Vergleich gezogenen Samen soweit wie möglich dieselben waren.

Bei meinen Untersuchungen wurde weniger Wert gelegt

auf die Benutzung einer möglichst großen Zahl verschiedener Samenarten; die wesentlichen Feststellungen wurden vielmehr immer zunächst an Epilobium-Arten, meist Epilobium hirsutum gemacht und dieselben erst nachträglich auf andere Arten ausgedehnt. Die Samen von Epilobium hirsutum erwiesen sich deswegen als besonders geeignet, weil sie bei Temperaturen, die für die Durchführung der Versuche günstig liegen, im Dunkeln fast nicht keimten, und weil die Keimung bei diesen Samen in vier bis fünf Tagen unter günstigen Bedingungen schon beinahe vollständig abgelaufen ist. Zur Erweiterung der Funde an Epilobium hirsutum wurden aus ähnlichen Gründen herangezogen: Lythrum Salicaria, Verbascum thapsiforme, Scrophularia nodosa und einige andere.

Das Auszählen der Samen wurde von mir selbst vorgenommen; es kamen dabei immer nur gute Samen zur Verwendung. In den weitaus meisten Fällen wurde bei den Versuchen mit je 2 mal 100 Samen gearbeitet, 100 in einer Schale; außerdem waren immer Kontrollschalen bei den einzelnen Versuchen im Dunkeln zum Vergleich vorhanden. Es sei kurz erwähnt, daß ich zu meinen Versuchen etwa 150000 Samen gezählt habe.

Allgemeines über die Keimung der benützten Samen.

Über die Resultate, die ich an Samen erhielt, welche nur zur Orientierung untersucht wurden, für die folgenden Fragen aber nicht in Betracht kommen, wird an anderer Stelle berichtet werden. Hier wird nur auf das Verhalten der Samen eingegangen, die später für die Untersuchungen über Substrat und Lichtintensität benützt wurden. Von diesen wurden, wie schon erwähnt, Epilobiumsamen am meisten verwendet.

Epilobium.

Samen von Epilobium waren schon von Kinzel zu Untersuchungen über Lichtkeimung herangezogen worden; Kinzel hatte deren starke Beeinflussung durch das Licht bei der Keimung zuerst nachgewiesen; später hatte dann Lehmann die Abhängigkeit dieser Beeinflussung von der Temperatur genauer untersucht. Über die von mir gewonnenen Ergebnisse an verschiedenen Epilobiumsamen sei hier nur angeführt, daß sich die

einzelnen Arten in ihrem Verhalten gegenüber dem Licht sehr erheblich unterscheiden. So zeigte sich, daß bei den von mir untersuchten Samen von Epilobium angustifolium, E. adnatum bei Temperaturen von 20 bis 25 Grad kaum von einer Beeinflussung der Keimung durch das Licht gesprochen werden kann, während Samen von Epilobium hirsutum, E. roseum, E. parviflorum, bei diesen und auch noch höheren Temperaturen durch das Licht bei der Keimung eine äußerst starke Begünstigung erfahren; daher konnten nur diese letzteren Samen zu den untenstehenden Versuchen verwendet werden. In der Mitte zwischen beiden Extremen steht E. montanum; dieses zeigt bei den angewandten Temperaturen eine starke Beeinflussung durch das Licht, keimt aber auch im Dunkeln schon sehr stark. Worin dieses verschiedene Verhalten begründet ist, darüber lassen sich bis jetzt nur Vermutungen aussprechen, doch werden mit weniger Wahrscheinlichkeit äußere Faktoren (wie Kinzel meint), die während der Reife oder Nachreife eingewirkt haben, in Betracht zu ziehen sein, als besser »spezifische Bedingungen« der Samen selbst. — Aber nicht allein verschiedene Arten von Epilobium verhielten sich bei der Keimung dem Licht gegenüber verschieden, sondern sogar Samen der gleichen Art z. B. Epilobium hirsutum ergaben in gewissen Grenzen erhebliche Unterschiede. Dies ersieht man am deutlichsten aus den Versuchen, die mit verschiedenen Lichtintensitäten angestellt wurden (s. u.); doch auch im Dunkeln machten sich bei gleichen Temperaturen Unterschiede geltend. So keimten im Frühjahr 1914 Samen der Sorte I bei 25 Grad im Dunkeln längere Zeit überhaupt noch nicht, während die einer andern Sorte II bei dieser Temperatur in ca. 10 Tagen zu 10 bis 15% keimten, und dann eine Weiterkeimung einstellten. Eine dritte, von Haage & Schmidt bezogene Samensorte III keimte ähnlich stark wie die letzteren, doch wurden dann die übrigen Samen im Dunkeln von Pilzen qefallen und zerstört, so daß das Resultat dadurch beeinträchtigt wurde. Auffallend hierbei ist, daß gerade Samen höheren Alters im Dunkeln diese stärkere Keimung bei 25 Grad aufweisen; doch ist es aus meinen Versuchen nicht möglich, diese Verschiedenheit der Keimung verschiedener Samen von Epilobium hirsutum bei gleicher Temperatur mit Sicherheit auf

eine Abhängigkeit vom Nachreifestadium zurückzuführen. Epilobium roseum schließt sich seinem Verhalten nach an Epilobium hirsutum an, ebenso E. parviflorum; dies stimmt mit Lehmanns und Kinzels Untersuchungen überein (vergl. zu diesen Angaben die Tabellen, die weiter unten bei Substrat und Intensität angeführt sind).

Lythrum.

Neben den Samen von E. hirsutum wurden am häufigsten Samen von Lythrum Salicaria zu meinen Versuchen verwendet. Über das Verhalten dieser Samen bei der Keimung berichtet Kinzel 1913. S. 46: »Soweit die Prüfungen reichen, sind die Vertreter dieser Familie bei der Keimung ihrer Samen ganz an das Licht gebunden. Sowohl bei Peplis wie bei Lythrum verläuft die Keimung sehr langsam und kann im letzteren Fall nicht durch starke Abkühlung beschleunigt werden.« Diesen Angaben liegen Untersuchungen bei 18 bis 20 Grad zugrunde. Doch ist es auch bei diesen Samen wichtig, bei verschiedenen Temperaturen zu untersuchen; so konnte ich feststellen, daß schon eine Erhöhung der Temperatur um 5 bis 10 Grad eine äußerst rasche, in zwei bis drei Tagen ablaufende Keimung im Licht bewirkt, und daß bei Temperaturen, die um 30 Grad liegen, auch im Dunkeln sehr rasche Keimung erfolgt. Hierzu seien folgende Tabellen angeführt:

Tabelle 1.

Material	Lythrum Salicaria, gesammelt am 11. X. 12 bei Neckarsulm															
Versuchsbedingungen	23°[1] hell[2] und dunkel							30° hell und dunkel								
Beginn 25. XI. 12	hell			dunkel			Beginn 17. XII. 12	hell			dunkel		
	a	b	%	a	b	%		a	b	%	a	b	%
27. XI. 12	44	38	41	0	0	0	19. XII. 12	99	98	98,5	0	0	0
28. XI. 12	94	97	95,5	0	0	0	20. XII. 12	99	98	98,5	3	6	4,5
29. XI. 12	97	99	98	0	0	0	21. XII. 12	99	98	98,5	6	16	11
9. XII. 12	97	99	98	0	0	0	3. I. 13	99	98	98,5	9	17	13

[1]) Wo bei den folgenden Tabellen nichts Näheres bemerkt ist, handelt es sich immer um Versuche, die im Keimapparat ausgeführt wurden und bei denen Filtrierpapier und destilliertes Wasser als Substrat diente.

[2]) Wo nichts anderes bemerkt, sind die Versuche mit Gaslicht bei einer Beleuchtungsstärke von ca. 150 H.-K. ausgeführt worden.

Tabelle 2.

Material	wie in Tabelle 1		
Versuchsbedingungen	20^0, 150 H.-K.		
Beginn 19. I. 14	a	b	%
21. I. 14	0	0	0
22. I. 14	0	1	0,5
23. I. 14	0	1	0,5

Anm. Dieser Versuch und auch ein Teil der späteren dürfen nicht ohne weiteres mit Tabelle 1 verglichen werden, da das Alter der Samen nicht das gleiche war.

(vgl. hierzu noch die unter Substrat und Lichtintensität angeführten Tabellen Nr. 29, 40 und 60).

Die starke Abhängigkeit der Lichtkeimung von der Temperatur ist also auch bei diesen Samen bewiesen. Doch liegt die optimale Temperatur für Lythrum im Vergleich mit Epilobium um einige Grade höher.

Verbascum thapsiforme.

Ohne an dieser Stelle auf die Verschiedenheit der Angaben einzelner Autoren über die Keimung von Verbascum-Samen einzugehen, erörtere ich die allerdings sehr komplizierten Verhältnisse nur für die Samen, die später benützt wurden, und nur soweit, als es für den späteren Zweck notwendig ist. Für diese Samen gilt das Gleiche wie für die seitherigen; die Wirkung des Lichtes macht sich erheblich mehr geltend bei entsprechend höheren Temperaturen; bei weiterer Steigerung derselben erfolgt schließlich Keimung im Dunkeln.

Die eine Samensorte, gesammelt am 31. XII. 12., verhielt sich während der Zeit, in der sie zu den späteren Versuchen verwendet wurden, folgendermaßen (s. Tab. 3, S. 793).

Eine andere Samensorte, gesammelt am 10. X. 13., verhielt sich in der Zeit, als sie zu den später beschriebenen Versuchen Verwendung fand, folgendermaßen (s. Tab. 4, S. 793).

Es sei hier nur angeführt, daß sich ergeben hat, daß die Keimung der Samen von Verbascum thapsiforme sehr stark von Nachreifeerscheinungen einerseits und von Frostwirkung andererseits abhängt.

Tabelle 3.

Material	Verbascum thapsiforme, gesammelt am 31. XII. 12 bei Neckarsulm										
Versuchsbedingungen	20°							24°			
Beginn 11. I. 13	hell			dunkel			Beginn 8. II. 13	dunkel			
	a	b	%	a	b	%		a	b	%	
16. I. 13	9	36	22,5	0	0	0	11. II. 13	5	8	6,5	hell nicht
17. I. 13	58	68	63	0	0*	0	12. II. 13	11	18	14,5	untersucht
18. I. 13	61	68	64,5	0	0	0	14. II. 13	21	28	24,5	
24. I. 13	63	68	65,5	0	0	0	18. II. 13	23	29	26	
							29. II. 13	23	30	26,5	

Tabelle 4.

Material	Verbascum thapsiforme, gesammelt am 5. X. 12 bei Neckarsulm			
Versuchsbedingungen	23°		26°	
Beginn 21. XI. 13	hell	dunkel	hell	dunkel
24. XI. 13	0	0	9	0
25. XI. 13	1	0	62	0
26. XI. 13	15	0	97	0

Scrophularia nodosa.

Samen von Scrophularia nodosa wurden zuerst von Kinzel auf ihr Verhalten gegenüber dem Licht untersucht; er stellte fest, daß die Samen dieser Pflanze bei 20 Grad langsam und nur im Lichte keimten. Ich habe im Anschluß daran diese Samen untersucht, und kann die Angabe Kinzels bestätigen. Die nicht sehr lange nachgereiften Samen keimen im Dunkeln bei 20 Grad nicht, dagegen im Licht und hier nur langsam. Auch bei 22 und 23 Grad habe ich innerhalb 12 Tagen noch keine Keimung im Dunkeln beobachtet. Bei 25 Grad beginnen im Dunkeln Keimlinge zu erscheinen; im Licht verläuft die Keimung schneller. Bei 26 Grad werden die Keimlinge im Dunkeln reichlicher. Hierzu führe ich folgende Tabellen an:

Tabelle 5.

Material	Scrophularia nodosa, gesammelt am 10. X. 13 bei Neckarsulm													
Versuchs-bedingungen	22°						25°							26°
Beginn 1. XI. 13	hell			dunkel			hell			dunkel			Beginn 18. XI. 13	dunkel
	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%		
5. XI. 13	0	0	0	0	0	0	21	17	19	0	0	0	22. XI. 13	0
6. XI. 13	0	0	0	0	0	0	35	36	35,5	0	0	0		
7. XI. 13	0	0	0	0	0	0	43	41	42	0	0	0	24. XI. 13	6
8. XI. 13	7	4	5,5	0	0	0	60	52	56	0	0	0	25. XI. 13	10
10. XI. 13	16	11	13,5	0	0	0	77	69	73	0	0	0	26. XI. 13	26
11. XI. 13	17	15	16	0	0	0	79	72	75,5	0	0	0		
14. XI. 13	18	16	17	0	0	0	79	73	76	3	0	1,5		

Digitalis.

Von Digitalis-Arten habe ich zu den weiteren Untersuchungen nur Digitalis purpurea verwenden können, da die beiden andern untersuchten Arten D. ambigua und D. lutea sich bei den benützten Temperaturen (22 bis 25 Grad) nicht als stark vom Licht abhängig erwiesen (vgl. dazu eine später erscheinende Mitteilung).

Die Keimung von D. purpurea verlief anfänglich bei 25 Grad folgendermaßen:

Tabelle 6.

Material	Digitalis purpurea, gesammelt am 29. IX. 13 im Schönbuch					
Versuchs-bedingungen	25°					
Beginn 5. XII. 13	hell			dunkel		
	a	b	%	a	b	%
8. XII. 13	6	1	3,5	0	0	0
9. XII. 13	17	3	10	0	0	0
12. XII. 13	41	41	41	1	2	1,5
13. XII. 13	47	48	47,5	1	3	2
15. XII. 13	60	68	64	3	5	4
17. XII. 13	70	72	71	4	9	6,5
18. XII. 13	75	74	74,5	6	9	7,5

(Vgl. auch noch die nachgereiften Samen in Tabelle 35, S. 830).

Oenothera biennis.

Die Samen von Oenothera biennis, über deren Beeinflussung bei der Keimung durch das Licht schon Kinzel berichtete, zeigten dieses Verhalten nur bei Temperaturen um 20 Grad, während bei höheren Temperaturen wohl noch eine Beschleunigung der Anfangsgeschwindigkeit der Keimung, aber nicht mehr eine Erhöhung der Keimprozente sich einstellte. Hierzu die folgenden Versuche:

Tabelle 7.

Material	Oenothera biennis, gesammelt am 8. X. 13 im Odenwald											
Versuchsbedingungen	23°						26°					
Beginn 5. XI. 13	hell			dunkel			hell			dunkel		
	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%
7. XI. 13	2	2	2	0	0	0	28	27	27,5	4	5	4,5
8. XI. 13	16	12	14	0	1	0,5	55	73	64	22	16	19
10. XI. 13	18	14	16	0	4	2	60	74	67	64	57	60,5
11. XI. 13	18	14	16	0	4	2	63	74	68,5	81	72	76,5
12. XI. 13	18	14	16	0	6	3	63	75	69	86	88	87
13. XI. 13	18	14	16	0	6	3	63	75	69	86	89	87,5
14. XI. 13	18	15	16,5	0	6	3	63	76	69,5	86	89	87,5

Bei 20 Grad erschienen im Dunkeln innerhalb 12 Tagen 2%. Die günstige Beeinflussung der Oenotherasamen durch das Licht ist also auf wenige Temperaturgrade beschränkt.

Gloxinia.

Schon durch die Arbeiten von Figdor (1907 und 1912) und Lehmann (1909 und 1912) ist die starke Abhängigkeit der Keimung der Gloxiniasamen von Licht bekannt geworden. Eine Keimung unter Ausschluß des Lichtes zu erzielen, ist bis jetzt nicht gelungen; auch ich habe dies an Gloxinia hybrida versucht durch sukzessive Erhöhung der Temperatur bis auf 40 Grad, doch ohne Erfolg. Auch die Versuche, die Samen anzustechen oder mit anderen Mitteln zu behandeln, schlugen fehl. Es liegen hier noch ungeklärte Verhältnisse vor.

Ranunculus.

Was die Ranunculus-Arten betrifft, so habe ich Begünstigung der Keimung durch das Licht bei den Samen von Ranunculus acer festgestellt.

Tabelle 8.

Material	Ranunculus acer, gesammelt am 12. VII. 12. im botanischen Garten zu Tübingen									
Versuchsbedingungen	30°							21°		
Beginn 9. XI. 12	hell			dunkel			Beginn 20. I. 13			
	a	b	%	a	b	%		a	b	%
14. XI. 12	4	0	2	0	0	0	24. I. 13	12	11	11,5
18. XI. 12	11	10	10,5	0	0	0	27. I. 13	24	19	21,5
22. XI. 12	23	15	19	1	0	0,5	28. I. 13	25	21	23
26. XI. 12	48	26	37	1	0	0,5				
30. XI. 12	75	66	70,5	2	0	1				
3. XII. 12	83	73	78	2	0	1				
9. XII. 12	85	85	85	2	0	1				

Man sieht, daß auch hier die Nachreife eine große Rolle spielt, denn Samen, die anfänglich bei 30° im Dunkeln nicht keimten, keimten später schon bei niedrigeren Temperaturen (21 Grad) im Dunkeln.

Auch Samen von Ranunculus sceleratus habe ich untersucht; der Einfluß des Lichtes auf die Keimung dieser Samen ist von Lehmann festgestellt worden. Meine Untersuchungen ergaben, soweit sie in der Vermehrung ausgeführt wurden, eine Bestätigung der Funde Lehmanns. Brachte ich die Samen aber in den Keimapparat, so erhielt ich unter den angewandten Versuchsbedingungen — konstante Temperaturen von 20 und 30 Grad — während derselben Zeit, als die Versuche in der Vermehrung dauerten, im Licht keine oder nur sehr spärliche Keimungen, und im Dunkeln überhaupt keine. Ob Temperatur oder Lichtwechsel bei diesen Samen ausschlaggebend ist, wie es den Anschein hat, muß durch weitere Untersuchungen festgestellt werden.

Aus den angeführten Tatsachen ergibt sich, daß bei Untersuchungen über Lichtkeimung eine genaue Beachtung der während der Keimung herrschenden Außenbedingung unerläßlich ist, daß aber auch auf innere, im Samen verborgene Verhältnisse Rücksicht genommen werden muß. Es dürfen demnach nicht einmal Samen derselben Art untereinander verglichen werden, wenn sie verschiedenes Samenalter haben oder verschiedener Herkunft sind.

Lichtintensität.

In der Einleitung wurde schon darauf hingewiesen, daß die Beeinflussung der Keimung »lichtempfindlicher« Samen durch Licht ganz verschiedener Stärke erfolgt. Dies hat sich aus dem Vergleich der Arbeiten Gaßners und Haacks ergeben. Während der erstere fand, daß Kiefernsamen in ihrer Keimung schon durch $^1/_3$ H.-K. begünstigt werden, mußte der letztere, um eine Wirkung des Lichtes bei der Keimung der Samen von Chloris ciliata zu erzielen, verhältnismäßig sehr hohe Intensitäten anwenden. Lichtstärken von 100 Kerzen hatten keine, solche von 800 bis 900 Kerzen nur geringe Wirkung, erst 1200 Kerzen und darüber übten starke Beeinflussung auf die Keimung aus. Damit war das verschiedene Verhalten verschiedener Samen festgestellt; es war aber auch noch die Frage offen: Wie werden dieselben Samen durch verschiedene Lichtintensitäten in ihrer Keimung beeinflußt? Lubimenko (1911) stellte zur Beantwortung dieser Frage einfache Versuche mit natürlichem Licht an, indem er durch Dazwischenschalten verschiedener Papierlagen das Licht abschwächte. Er kam dabei zu wenig befriedigenden Resultaten. Eingehender hat sich Lehmann mit dieser Frage beschäftigt. Er formulierte die Frage auf Grund seiner Feststellungen über die Verknüpfung von Temperatur- und Lichtwirkung bei der Keimung folgendermaßen: Welchen Einfluß haben verschiedene Lichtintensitäten bei bestimmten Temperaturen? Auf Grund dieser Frage stellte er die folgenden Versuche an. Er untersuchte Samen von E. hirsutum bei der Temperatur von 20 bzw. 21 Grad und den folgenden Beleuchtungsintensitäten: 6,25, 150 H.-K. Dabei findet er eine verschieden starke Wirkung; 6 H.-K. wirken erheblich weniger als 25 und 150 H.-K. Der Abfall der Wirkung von 150 zu 25 H.-K. war dagegen nicht als sehr erheblich befunden worden. Doch wurden hierbei von Lehmann die Endresultate verschieden lang dauernder Versuche verglichen. Eine bessere Vergleichung ergibt sich aber, wenn man die Anzahl der erschienenen Keimlinge nach etwa einer Woche, vom Versuchsbeginn an gerechnet, in Betracht zieht. Dann erhält man folgende Übersicht (vgl. hierzu die Tabellen Lehmanns 1912).

Es ergibt sich dann immer noch ein erheblicher Abfall der Wirkung von 150 H.-K. zu der von 25 H.-K.; von 25 zu 6 H.-K. erfolgt nach der Figur am vierten Tag kein Abfall, während für den 7. Tag die Angabe bei 6 H.-K. fehlt.

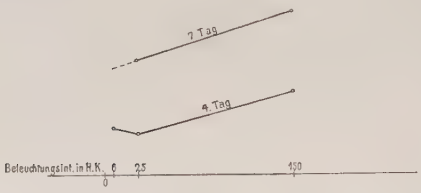


Fig. 1.

An diese Versuche habe ich angeknüpft, um in diese Verhältnisse mehr Klarheit zu bringen. Dabei untersuchte ich:

1. Die Wirkung höherer und niederer Beleuchtungsintensitäten bei derselben Temperatur,

2. die Wirkung der Intensität bei verschiedenen Temperaturen.

Bevor ich aber zu meinen Ergebnissen übergehe, muß ich noch einiges über die Methoden nachtragen, welche speziell bei den Versuchen über die Intensitätswirkung in Frage kamen.

Methodisches

zu den Versuchen mit verschiedenen Lichtintensitäten.

Zu den Versuchen mit verschiedenen Intensitäten wurden stets Osramlampen benutzt. Die den Samen zugestrahlte Beleuchtungsintensität kann aber bei der Benutzung solcher Lampen nicht nach der auf der Lampe vermerkten Kerzenstärke berechnet werden, da die Strahlungen nach den verschiedenen Richtungen des Raumes erheblich voneinander abweichen, die Lampe aber für eine mittlere Strahlungsstärke geaicht ist. Für meine Versuche kamen aber bei der Lage der Lampe über den Keimapparaten nur die nach abwärts oder schwach seitwärts gerichteten Strahlen zur Geltung; nach dieser Richtung ist die Lichtstärke aber gerade am geringsten. (Die Lampen in geneigter Lage anzuwenden war unmöglich, weil dieselben dabei Schaden leiden.)

So war es für meine Versuche nur möglich, die Beleuchtungsintensität auf der belichteten Fläche direkt photometrisch zu bestimmen. Dies war auch deshalb nicht zu umgehen, da, je nach dem horizontalen Abstand der Untersuchungsschalen

von der vom Mittelpunkt der Lampe auf den Keimapparat gefällten Senkrechten, die Beleuchtungsintensität erhebliche Unterschiede aufwies, was auf die Konstruktion der Lampen zurückzuführen ist. So wurde z. B. für eine 620kerzige Lampe, welche in der Entfernung, wie sie aus der auf der Lampe vermerkten Lichtintensität berechnet wurde, eine Beleuchtungsstärke von 500 H.-K. hätte hervorrufen sollen, durch Photometrieren bestimmt, daß die Beleuchtungsintensität in dieser Entfernung senkrecht unter der Lampe nur 84 Kerzen, 20 cm von der Senkrechten entfernt 200 Kerzen und 25 cm entfernt 228 Kerzen betrug. Die Beleuchtung nahm also zu, trotzdem der Abstand von der Lampe größer wurde. Bei Benutzung einer 10kerzigen Lampe erhielt man in 100 cm Entfernung anstatt 10 Kerzen senkrecht nach unten 2,5 Kerzen, 15 cm davon entfernt 3,5 und 20 cm seitlich 4,5 Kerzen Beleuchtungsstärke.

Die Messung der Beleuchtungsintensität läßt sich bei mittleren und höheren Intensitäten mittels des Weberschen Photometers mit einer für meine Versuche ausreichenden Genauigkeit ausführen. Das betreffende Photometer, das schon von Prof. Lehmann zu seinen früheren Versuchen verwendet wurde, hat auch mir wieder Herr Prof. Wolf in Tübingen in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt. Es sei ihm hierfür an dieser Stelle noch besonders gedankt. Die Beleuchtungsintensität wurde stets in der gleichen Richtung, in der das Licht während der Versuche auf die Schalen strahlte, gemessen. Es wurden deshalb immer nach einem bestimmten Plan die Aufstellung der Schalen vorgenommen. Die Berechnung der Beleuchtungsintensität geschah nach der Formel: $E = C \frac{10000}{r^2}$, wobei C eine Apparatkonstante, r die photometrische Einstellung bedeutet. Auf diese Weise konnte die Beleuchtungsstärke bis auf 2 H.-K. abwärts mit genügender Genauigkeit festgestellt werden. Niederere Beleuchtungsintensitäten konnten sodann durch Vergrößerung des Abstandes der Lichtquelle oder durch Benützung einer weiter unten beschriebenen Blendenvorrichtung erreicht werden. Seitliche Reflexion, die an und für sich wegen der Schwärzung des Dunkelzimmers gering war, wurde auf doppelte Weise ausgeschlossen. Die Schalen wurden im Apparat mit Kragen aus

schwarzem Karton, die auf der Innenseite eingerust waren, umgeben. Die Lampen wurden in ein Gehäuse gebracht, das die Form eines oben geschlossenen und unten offenen Pyramidenrumpfes hatte und das so konstruiert war, daß im wesentlichen nur Licht auf die beiden Keimapparate fallen konnte. Inwendig war dasselbe mit Ruß geschwärzt.

Um niedere Beleuchtungsintensitäten zu erhalten, wurde dieser Kasten auf der Unterseite, nachdem die benützten Lampen innerhalb befestigt waren, bis auf eine kleine genau gemessene Öffnung lichtdicht abgeschlossen. Hinter dieser Öffnung wurde eine Mattscheibe befestigt und sodann die von dieser Scheibe bei bestimmter Flächengröße ausgestrahlte Intensität photometrisch bestimmt. Die Intensität konnte mittels des Weberschen Photometers bis auf eine halbe Kerze gemessen werden nach der Formel: $J = C \cdot \frac{R^2}{r^2}$, wo C eine Apparatkonstante, R den Abstand des Photometers von der Lichtquelle, r wiederum die Ablesung auf dem Photometer bedeutet. Niedere Beleuchtungsintensitäten wurden sodann erhalten durch entsprechende Entfernung der leuchtenden Fläche von den Schalen, und durch Verkleinerung der leuchtenden Fläche. Die Beleuchtungsintensität kann dann nach folgender Formel berechnet werden, wobei vorausgesetzt ist, daß die Lichtstrahlen die Blende senkrecht durchsetzen und senkrecht auf die beleuchtete Fläche auffallen: $E = \frac{e \cdot f}{d^2}$; hierin ist e die Flächenhelligkeit, d. h. die von einem qcm der leuchtenden Fläche ausgestrahlte Intensität, f die in qcm gemessene Blendengröße und d der in m gemessene Abstand der beleuchteten Fläche von der Blende (Näheres s. Liebenthal, Praktische Photometrie 1907). Auf diese Weise bin ich auf $^1/_{400}$ H.-K. herabgegangen.

Die bei den Versuchen benützten Petrischalen wurden unmittelbar vorher ausgekocht. Für die entsprechenden Samen wurden bei den aufeinanderfolgenden Versuchen immer dieselben Schalen und Deckel benützt. Tropfenbildung an der Unterseite der Deckel und der Glasfläche des Keimapparates konnte durch Anwendung einer Seife verhindert werden, wie sie gegen das Anlaufen der Brillengläser verwendet wird. Doch wurde hier-

von bei den Petrischalen nur spärlich und sehr sorgfältig Gebrauch gemacht und dann stets ein Abfließen möglicherweise noch auftretender Tropfen in die Schale vermieden. Während der Versuche standen immer Kontrollschalen mit denselben Samen im Dunkeln. Das Auszählen bei den Versuchen mit niederen Intensitäten wurde so rasch wie möglich innerhalb weniger Minuten vorgenommen; diese kurze Belichtung kann sicher nicht von Bedeutung sein, denn es ergab sich auch schon bei dem ersten Auszählen, innerhalb zwei Tagen nach Beginn des Versuches, ob die Keimung rascher oder schwächer verlief. Bis dahin blieben die Samen ungestört unter dem Einfluß der niederen Intensität. Bei sämtlichen Versuchen wurde immer 48, 72, 96 Stunden nach dem Beginn der Versuche ausgezählt. Die dabei erhaltenen Werte sind im folgenden miteinander verglichen worden.

Ausführung der Versuche.

Die Versuche wurden auch hier zunächst mit Samen von Epilobium hirsutum durchgeführt, und zwar mit Samen verschiedener Herkunft und verschiedenen Alters. Die oben schon angeführte Tatsache, daß sich solche verschiedene Samen gegenüber Licht- und Temperatureinflüssen bei der Keimung sehr erheblich unterscheiden, wird bei diesen Untersuchungen mit verschiedenen Lichtintensitäten noch viel auffallender. Daher konnten wiederum nur Samen gleichen Alters und gleicher Herkunft untereinander in Vergleich gezogen werden, wenn es galt, die Abhängigkeit der Keimung bei konstanter Temperatur von der Lichtintensität aufzufinden. In der folgenden Tabelle 9 sind die bei verschiedenen Lichtintensitäten bei 25 Grad erhaltenen Ergebnisse zusammengestellt. Auf Grund dieser Ergebnisse wurden die auf Seite 803 und 804 stehenden Kurven gezeichnet, indem auf der Abszissenachse die angewandten Beleuchtungsintensitäten, als Ordinaten die entsprechenden Keimprozente nach 48, bzw. 72, 96 Stunden aufgezeichnet sind.

Der Abkürzung halber werden die am 10. X. 1913 gesammelten Samen von Epilobium hirsutum mit E. h. I bezeichnet sein, die am 14. IX. 1912 gesammelten mit E. h. II und die von Haage und Schmidt bezogenen (Samenalter unbekannt) mit E. h. III (s. Tab. 9, S. 802).

Tabelle 9.

Material	Epilobium hirsutum I, II, III								
Versuchsbedingungen	25° und verschiedene Beleuchtungsstärken								
	E. h. I[1])			E. h. II[1])			E. h. III[1])		
	a	b	%	a	b	%	a	b	%
1. 500 H.-K. Beginn 26. III. 14 3^h n.									
28. III. 3^h n.	Blieb wegen Platz-			53	45	49	52	51	51,5
29. III. 3^h n.	mangels im Appa-			78	69	73,5	69	71	70
30. III. 3^h n.	rat weg			84	78	81	74	74	74
2. 300 H.-K. Beginn 16. IV. $11^1/_2{}^h$ v.									
18. IV. $11^1/_2{}^h$ v.	46	54	50	48	38	43	68	63	65,5
19. IV. $11^1/_2{}^h$ v.	74	74	74	78	67	72,5	78	75	76,5
20. IV. $11^1/_2{}^h$ v.	82	81	81,5	85	76	80,5	82	78	80
3. 150 H.-K. Beginn 9. III. $5^1/_2{}^h$ n.									
11. III. $5^1/_2{}^h$ n.	41	36	38,5	51	52	51,5	63	55	59
12. III. $5^1/_2{}^h$ n.	67	56	61,5	73	72	72,5	78	70	74
13. III. $5^1/_2{}^h$ n.	74	58	66	82	81	81,5	81	78	79,5
4. 70 H.-K. Beginn 4. III. $5^1/_2{}^h$ n.									
6. III. $5^1/_2{}^h$ n.	34	27	30,5	51	40	45,5	42	47	44,5
7. III. 5^h n.	54	44	49	68	65	66,5	63	70	66,5
8. III. 5^h n.	62	56	59	81	75	78	68	73	70,5
5. 3 H.-K. Beginn 13. III. $5^1/_2{}^h$ n.									
15. III. 6^h n.	16	19	17,5	35	31	33	63	53	58
16. III. $5^1/_2{}^h$ n.	28	30	29	53	42	47,5	70	61	65,5
17. III. $5^1/_2{}^h$ n.	32	32	32	61	51	56	71	61	66
(18. III. $11^1/_2{}^h$ v.	32	32	32	69	60	64,5	72	64	68)
6. 0,5 H.-K. Beginn 18. III. $11^1/_2{}^h$ v.									
20. III. $11^1/_2{}^h$ v.	11	12	11,5	27	30	28,5	46	45	45,5
21. III. $11^1/_2{}^h$ v.	13	19	16	46	42	44	56	63	59,5
22. III. $11^1/_2{}^h$ v.	19	21	20	60	58	59	62	67	64,5
7. $^1/_{100}$ H.-K. Beginn 4. IV. 4^h n.									
6. IV. 4^h n.	8	8	8	10	17	13,5	24	34	29
7. IV. 4^h n.	19	18	18,5	25	38	31,5	50	52	51
8. IV. 4^h n.	29	22	25,5	37	56	46,5	61	61	61
				stärker ausgetrocknet					
8. $^1/_{400}$ H.-K. Beginn 8. IV. 4^h n. Nachgesehen am 11. IV. 4^h, ohne vorher das Zimmer geöffnet zu haben	12	7	9,5	23	20	21,5	29	22	25,5
Kontrollen im Dunkeln zur selben Zeit			0			2			0

[1]) Im Dunkeln erschienen in derselben Zeit bei Ep. I kein Keimling, bei Ep. II und III höchstens 2 bis 3%.

Die graphische Darstellung S. 803, Fig. 2, zeigt, daß von 300 H.-K. zu 70 H.-K. ein sehr deutlicher, einer geraden Linie nahekommender Abfall vorhanden ist; zwischen 3 und 0,5 H.-K. ist der Abfall stärker. Ein weiterer leichter Abfall tritt zwischen $^1/_{100}$ und $^1/_{400}$ H.-K. auf. Die untere Schwelle war bei $^1/_{400}$ H.-K. noch nicht erreicht, sie dürfte noch niedriger als bei $^1/_{1000}$ H.-K. liegen.

Die Übersichtskurve auf Seite 804, Fig. 3, zeigt, daß, abgesehen von den nach 48 Stunden auftretenden geringen Ungenauigkeiten, die möglicherweise den Einflüssen der Quellung zugeschrieben werden müssen, von 500 bis 70 H.-K. und wahrscheinlich auch noch darüber hinaus, eine beinahe vollständig gleichmäßige Keimung erfolgt. Dann tritt ein Abfall gegen 3 bzw. 0,5 Kerzen auf, der aber nicht so stark ist wie bei den vorher besprochenen Samen. Von da ab erfolgt ein äußerst schwacher Abfall bis $^1/_{400}$ Kerze, der Schwellenwert liegt sehr wahrscheinlich weit niedriger als bei den Samen von Epilobium hirsutum I.

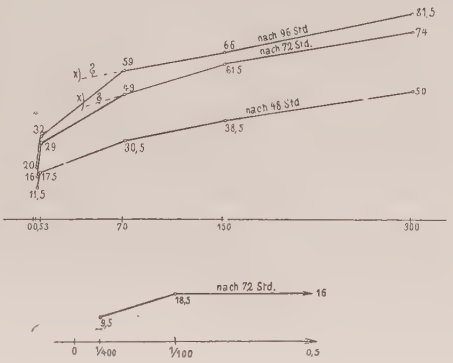


Fig. 2. Epilobium hirsutum I. 25°.

Anm. Von 70 H.-K. abwärts setzt sich der Abfall wahrscheinlich noch weiter in der Richtung 300 H.-K. bis 70 H.-K. fort und wird erst weiter unten stärker werden.

Der Verlauf der Kurven bei Epilobium hirsutum III ist ganz ähnlich wie bei Epilobium hirsutum II (s. S. 804, Fig. 4). Nur machen sich bei diesen Samen nach 48 Stunden Ungenauigkeiten noch stärker geltend. Anscheinend ist der Einfluß von 500 Kerzen schon von schädigenden Wirkungen begleitet, denn es findet ein leichter Anstieg von 500 zu 300 Kerzen statt; dann verläuft die Keimung nahezu gleichmäßig bis zu 3 Kerzen, auch von da ab erfolgt nur ein ganz allmählicher Abfall, der erst unter $^1/_{100}$ Kerze stärker zu werden beginnt. Eine auffallend starke Keimung findet noch bei $^1/_{100}$ H.-K. statt (50% in 3 Tagen), während in derselben Zeit im Dunkeln nur ca. 2 bis 3 Keimlinge erscheinen.

Vergleicht man die Keimung der verschiedenen Epilobiumsamen untereinander, so zeigt sich wiederum, wie oben bei der Temperaturwirkung, daß auch die Intensitäten des Lichtes die

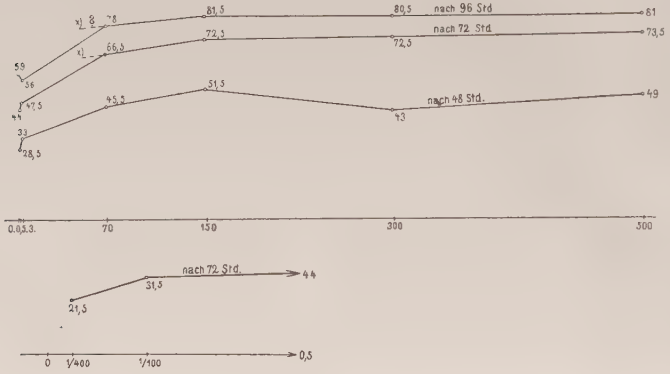


Fig. 3. Epilobium hirsutum II. 25°.

Siehe Anm. zu Fig. 2.

Keimung der Samen je nach Alter und Herkunft verschieden beeinflussen. So wirken gleiche Lichtintensitäten auf die einen Samen ganz anders als auf die andern. Es keimen z. B. bei

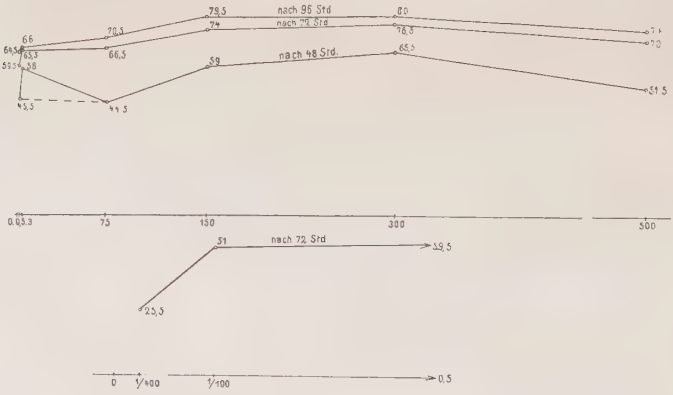


Fig. 4. Epilobium hirsutum III. 25°.

3 Kerzen nach 92 Stunden von E. h. III 66 %, von E. h. II 56 % und E. h. I nur 32 % der Samen, oder bei $^1/_{400}$ Kerze 25 % bzw. 21 und 10 %. Besonders bemerkenswert ist, daß Intensi-

tätsunterschiede sich bei der Keimung der verschiedenen Samen ganz unterschiedlich bemerkbar machen, was sich am anschaulichsten aus der Betrachtung des Verlaufs der Kurven ergibt. E. h. I hat einen raschen Anstieg von niederen zu höheren Intensitäten, während ein solcher bei den andern Epilobiumsamen bei höheren Intensitäten äußerst schwach ist und nur bei niederen Intensitäten stärker in die Erscheinung tritt.

So steigt die Zahl der Keimlinge bei Erhöhung der Kerzenzahl von 70 auf 300 H.-K. bei E. h. I um 22 %, bei E. h. II und E. h. III dagegen nur um 2,5 % (96 Stunden nach der Belichtung). Von 3 auf 70 H.-K. ist der Anstieg für E. h. I 27, für E. h. II 22, für E. h. III nur 13 %.

Sehr bemerkenswert ist, daß bei der Temperatur von 25 Grad alle Epilobiumsamen noch von außerordentlich niederen Intensitäten begünstigt werden; ich habe noch durch $^1/_{400}$ Kerze eine deutliche Förderung der Keimung innerhalb der Versuchszeit nachweisen können. Doch auch bei dieser Lichtstärke unterscheiden sich die drei Samensorten noch in ihrer Keimung; während die Samen I nur noch zu 12 % und 7 % keimen, erscheinen von E. h. II noch 23 und 20 %, von E. h. III 22 und 29 %. Es wird demnach die untere Grenze der Lichtstärke für die Samen von E. h. I höher liegen als für die Samen von E. h. II und E. h. III.

Wir wenden uns nunmehr den Versuchen zu, welche bei anderer Temperatur (20°) mit Epilobiumsamen angestellt wurden. Es sind hierbei aber nur die Samen I untersucht worden (S. Tab. 10, S. 806.)

Diese Versuche zeigen, daß die Lichtintensität bei der Keimung bei niederer Temperatur eine viel bedeutendere Rolle spielt als bei höherer. Bei 20° müssen viel höhere Intensitäten angewandt werden als bei 25°, um gleich starke Keimung zu erzielen. So zeigt ein Vergleich, daß, um am 4. Tage zu 30 % Keimungen zu gelangen, bei 20° 210 H.-K. einwirken müssen, während bei 25° dazu schon 3 H.-K. genügen. Damit hängt auch zusammen, daß die untere Grenze für die wirksamen Intensitäten bei 20° schon früher erreicht ist als bei 25°, sie liegt schon zwischen 3 und 0,5 H.-K., während sie bei 25°

Tabelle 10.

Material	Epilobium hirsutum I								
Versuchsbedingungen	20° und wechselnde Beleuchtungsintensitäten								
	a	b	%	Kontrolle im Dunkeln		a	b	%	Kontrolle im Dunkeln
1. 210 H.-K. Beginn 16. XII. 13 11h					**2.** 70 H.-K. Beginn 10. XII. 13 11h				
18. XII. 13 11h	1	0	0,5	0	12. XII. 13 11h	0	0	0	0
19. XII. 13 11h	18	17	17,5	1	13. XII. 13 11h	6	5	5,5	0
20. XII. 13 11h	31	32	31,5	1	14. XII. 13 11h	14	15	14,5	0
21. XII. 13 11h	40	40	40	1	15. XII. 13 11h	17	20	18,5	0
(22. XII. 13 11h	47	46	46,5	1)					
3. 3 H.-K. Beginn 12. I. 14 11h					**4.** 0,5 H.-K. Beginn 23. I. 14 11h				
14. I. 14 11h	0	0	0	0	25. I. 14 11h	0	0	0	
15. I. 14 11h	1	3	2	0	26. I. 14 11h	0	0	0	
16. I. 14 11h	1	4	2,5	0	27. I. 14 11h	0	0	0	
17. I. 14 11h	1	5	3	0					

weit unter $^1/_{400}$ Kerze liegt. Bei den Versuchen bei 20° ist auch noch die erheblich langsamere Keimung beachtenswert; am 2. Tage war bei Intensitäten bis zu 70 H.-K. noch keine Keimung erfolgt, während bei 10 H.-K. erst 0,5 % erschienen waren. Licht und Temperatur üben also auch auf die Keimungsgeschwindigkeit einen erheblichen Einfluß aus.

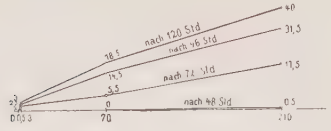


Fig. 5. Epilobium hirsutum I. 20°.

Bei den bisher angeführten Versuchen wurde auf die Quellung nicht Rücksicht genommen. Deswegen ergaben sich auch Unregelmäßigkeiten nach 48 Stunden, die sich an den folgenden Tagen ausglichen. Im folgenden sind nun einige Versuche angeführt, bei denen die Quellung Berücksichtigung fand, indem die Samen zunächst im Dunkeln 48 Stunden gequollen und darnach belichtet wurden. Sodann wurde zur Aufstellung genauer Kurven mehrmals am Tage ausgezählt und die Werte in ein Koordinatensystem eingetragen. Auf der Abszissenachse wurden die Zeitintervalle, die Keimprozente auf die entsprechenden Ordinaten abgetragen. Dadurch erhielt man

Kurven die sehr gleichmäßig verlaufen, und die sich theoretisch berechnen lassen (s. S. 807 und 808). Auf diese Weise ließ sich auch ungefähr der Beginn der Keimung feststellen; die Keimung setzte bei einer Beleuchtung von 3 H.-K. und 70 H.-K., ungefähr gleichmäßig nach 21 Stunden vom Beginn der Belichtung an gerechnet, ein. Zu Anfang erfolgte sodann rasche Keimung, die immer langsamer wurde, bis sie schließlich so

Tabelle 11.

Material	Epilobium hirsutum II		
Versuchsbedingungen	Die Samen wurden 48 Stunden gequollen (im Dunkeln), und darauf belichtet. 70 H.-K. Beides bei 25°		
Beginn der Belichtung 9. III. $5^1/_2{}^h$ n.	Zahl der Keimlinge v. 200	%	
10. III. $8^3/_4{}^h$ v.	2	1	aus der Zeit im Dunkeln
12^h	2	1	
$3^3/_4{}^h$ n.	21	10,5	
$5^3/_4{}^h$ n.	47	23,5	
11. III. $8^1/_2{}^h$ v.	130	65	
$3^1/_4{}^h$ n.	143	71,5	
$6^1/_4{}^h$ n.	145	72,5	
12. III. $8^3/_4{}^h$ v.	161	80,5	
$5^3/_4{}^h$ n.	167	83,5	
13. III. $9^3/_4{}^h$ v.	177	88,5	
$4^1/_2{}^h$ n.	178	89	

langsam verlief, daß innerhalb von mehreren Tagen nur noch einige wenige Keimlinge erschienen. Die Kurven nähern sich also mehr und mehr der Horizontalen. Im übrigen zeigt ein Vergleich der beiden auf S. 807 und 808 angeführten Kurven, was schon aus den früher angeführten Versuchen hervorging, daß der Unterschied der Wirkung von 3 H.-K. und 70 H.-K. Beleuchtungsintensität kein sehr großer war. Bei 70 H. K. ist der Verlauf der Kurve steiler als bei 3 H.-K., die Geschwindigkeit der Keimung war also im ersten Fall größer als im letzten.

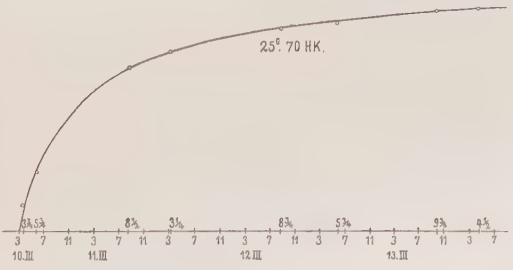


Fig. 6. Epilobium hirsutum II.
S. Anm. auf S. 808.

Tabelle 12.

Material	Epilobium hirsutum II		
Versuchsbedingungen	Die Samen wurden 48 Stunden gequollen (im Dunkeln), und darauf belichtet. 3 H.-K. Beides bei 25°		
Beginn der Belichtung 15. III. 6h n.	Zahl der Keimlinge v. 200	%	
16. III. $10^3/_4$h v.	3	1,5	aus der Zeit im Dunkeln
$3^1/_4$h n.	3	1,5	
$5^1/_4$h n.	27	13,5	
17. III. $9^1/_2$h v.	97	48,5	
$11^3/_4$h v.	103	51,5	
18. III. $10^1/_4$h v.	138	69	
19. III. $10^1/_4$h v.	155	77,5	
20. III. $10^1/_2$h v.	164	82	
21. III. $11^1/_2$h v.	171	85,5	

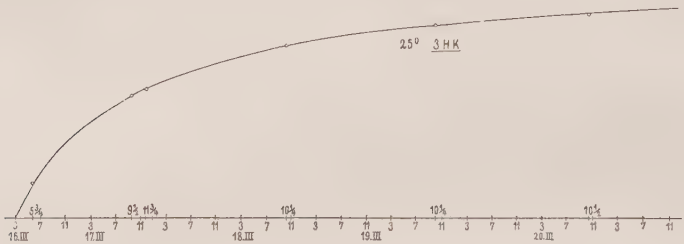


Fig. 7. Epilobium hirsutum II.

Anm. Die auf S. 807 und 808 angeführten Kurven sind theoretisch berechnet und aufgezeichnet, und hierauf sind die Versuchswerte (Ringe) eingetragen worden. Man sieht, wie genau diese Werte aufeinander stimmen. Dies ist nicht der Fall, wenn das Licht direkt einwirkte, ohne daß Quellung im Dunkeln vorausgegangen war. Dann verlaufen derartige Kurven zu Anfang unregelmäßig und erst etwa vom zweiten Tag ab (also nach 48 Stunden) verlief die Keimung regelmäßig nach Kurven weiter.

Zur Ergänzung der früheren Versuche schließe ich noch die Versuche von Lythrum Salicaria an (s. Tab. 13, S. 809).

Ich stelle hierzu auch noch einige Versuche an Lythrum Salicaria bei anderen Temperaturen und mit genau gemessenen Beleuchtungsstärken (s. Tab. 14, S. 810).

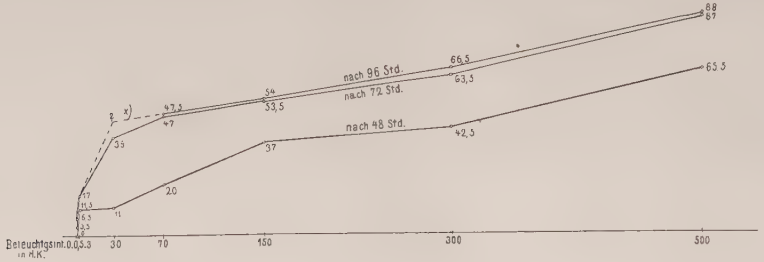
Aus diesen Versuchen zeigt sich also wiederum wie bei den Versuchen mit Epilobiumsamen die stark fördernde Wirkung der höheren Temperatur und der stärkeren Beleuchtungsintensität, sowohl, wenn man die Geschwindigkeit der Keimung als die Anzahl der Keimlinge in Betracht zieht. Ebenso lassen sich Beziehungen zwischen Temperatur und Intensität erkennen.

Tabelle 13.

Material	Lythrum Salicaria, gesammelt 11. X. 12 bei Neckarsulm							
Versuchsbedingungen	25° und wechselnde Beleuchtungsintensitäten							
	a	b	%	Kontrolle im Dunkeln		a	b	%
1. 500 H.-K. Beginn 26. III. 14 3h n.					**2.** 300 H.-K. Beginn 16. IV. 14 $11^1/_2$ h v.			
28. III. 14 3h n.	63	68	65,5	Im Verlauf	18. IV. 14 $11^1/_2$ h v.	47	38	42,5
29. III. 14 3h n.	81	93	87	sämtlicher	19. IV. 14 $11^1/_2$ h v.	67	60	63,5
30. III. 14 3h n.	83	93	88	hier angeführten	20. IV. 14 $11^1/_2$ h v.	69	64	66,5
3. 150 H.-K. Beginn 9. III. 14 $5^1/_2$h n.				Versuche ist kein Keimling	**4.** 70 H.-K. Beginn 4. III. 14 $5^1/_2$ h			
11. III. 14 $5^1/_2$h n.	27	47	37	bei 25° im	6. III. 14 $5^1/_2$ h	15	25	20
12. III. 14 $5^1/_2$h n.	43	64	53,5	Dunkeln	7. III. 14 5h	44	50	47
13. III. 14 $5^1/_2$h n.	43	66	54,5	erschienen	8. III. 14 5h	45	50	47,5
					9. III. 14 5h	45	50	47,5
5. 30 H.-K. Beginn 19.XII.13 $11^1/_2$h					**6.** 3 H.-K. Beginn 13. III. 14 $5^1/_2$h			
21.XII.13 $11^1/_2$h	12	10	11		15. III. 14 6h	5	18	11,5
22.XII.13 $11^1/_2$h	41	38	39,5		16. III. 14 $5^1/_2$h	10	24	17
					17. III. 14 $5^1/_2$h	10	24	17
					18. III. 14 $11^1/_2$h	10	24	17
7. 0,5 H.-K. Beginn 18. III. $11^1/_2$h					**8.** $^1/_{100}$ H.-K. Beginn 4. IV. 14 4h			
20. III. $11^1/_2$h	0	0	0		6. IV. 14 4h	0	1	0,5
21. III. $11^1/_2$h	1	6	3,5		7. IV. 14 4h	1	3	2
22. III. $11^1/_2$h	6	7	6,5		8. IV. 14 4h	2	4	3
9. $^1/_{400}$ H.-K. Beginn 8. IV. 14 4h								
Nachgesehen am 11. IV. 4h, ohne vorher das Zimmer geöffnet zu haben	0	0	0					

Aus der graphischen Übersicht über die bei 25° angestellten Versuche mit Lythrum Salicaria (Tab. 13, Fig. 8) erkennt man, daß Intensitätsdifferenzen sich hier erheblich geltend machen. Es tritt ein ähnlich steiler Abfall der Kurve auf, wie es für E. h. I der Fall war. Sehr steil wird derselbe hier von 30 H.-K. ab-

wärts; man hat dann bei $\frac{1}{400}$ H.-K den Schwellenwert erreicht. Doch kann auch für Lythrum nicht gesagt werden, daß



S. Anm. zu Fig. 2. Fig. 8. Lythrum Salicaria. 25°.

dies die absolute untere Grenze ist, denn bei Erhöhung der Temperatur wird dieselbe ganz analog wie bei Epilobium viel

Tabelle 14.

Material	Lythrum Salicaria, gesammelt 11. X. 12							
Versuchsbedingungen	20° und 30 H.-K. bzw. 150 H.-K.							
	30 H.-K.				150 H.-K.			
	a	b	%		a	b	%	
Beginn 19. XII. 13				Beginn 19. I. 14				Im Dunkeln bei dieser Temperatur keine Keimung
21. XII. 13	0	0	0	21. I. 14	0	0	0	
22. XII. 13	0	0	0	22. I. 14	0	1	0,5	
				23. I. 14	0	1	0,5	

Versuchsbedingungen	30° und 70 H.-K. Hell und dunkel					
	hell			dunkel[1])		
	a	b	%	a	b	%
Beginn 28. I. 14 11h						
29. I. 14 11½h	8	8	8	0	0	0
30. I. 14 11h	96	94	95	60	45	52,5
31. I. 14 11h	97	96	96,5	97	98	97,5

Versuchsbedingungen: 35° dunkel.

Beginn 10. II. 5h: am 12. II. 9h v. waren alle 100% gekeimt.

[1]) Beim Vergleich dieses Versuches mit dem in Tabelle 1 angeführten wird auffallen, daß die Keimung bei 30° im Dunkeln in beiden Fällen sehr verschieden

niedriger zu liegen kommen; bei Erniedrigung der Temperatur liegt der Schwellenwert höher und zwar bei 20° anscheinend in der Nähe von 150 H.-K., wie sich aus der Tab. 14 ersehen läßt. Die Temperatur von 25° ist für Lythrum Salicaria weniger optimal als für Epilobium I. Es würde ihr etwa eine Temperatur, die für Ep. I zwischen 20° und 25° liegt, entsprechen.

Betrachten wir nochmals im allgemeinen, was sich aus den Versuchen über die Lichtintensität ergab. Es zeigte sich, daß zwischen der Lichtintensität und der Temperatur bei der Keimung eine starke gegenseitige Abhängigkeit besteht. Je niedriger die Temperatur ist, desto höhere Intensitäten müssen angewandt werden, um einen bestimmten Erfolg zu erzielen, desto auffallender wird also hierbei die Abhängigkeit der Keimung vom Licht in die Erscheinung treten. Bei verhältnismäßig höheren Temperaturen, die schon mehr an der Grenze liegen, oberhalb welcher bereits Keimung im Dunkeln erfolgt, genügen schon sehr schwache Beleuchtungsstärken, um zu einem ähnlichen Erfolg zu gelangen. Bei Überschreitung dieser Grenze kann man eine Lichtwirkung nur noch an der Erhöhung der Keimungsgeschwindigkeit und nicht mehr an der Erhöhung der Keimprozente (wenn nach Tagen gemessen) feststellen (vgl. Lythrum). Ob sich aus diesen Versuchen weitere Schlüsse ableiten lassen, etwa nach welcher Regelmäßigkeit der Abfall der Lichtwirkung vor sich geht, ist fraglich. Sicherlich läßt sich daraus kein Fechnersches Gesetz ableiten. Eher wäre ein Abfall nach einer geraden Linie herauszufinden, was dann auf chemische Wirkung des Lichtes hinweisen würde. Dies aber aus den vorliegenden Versuchen behaupten zu wollen, ist, abgesehen von den zahlreichen Schwankungen, schon deshalb nicht angängig, weil nicht bekannt ist, wie der Abfall der Energie der bei der Keimung wirksamen Strahlen vor sich geht. Es dürfen nicht — wie schon Sachs (1874) betont hat — ohne weiteres photometrische Messungen, die nur auf die

verlief, trotzdem das Samenmaterial dasselbe war. Es liegt dies daran, daß der Versuch der Tabelle 1 ein Jahr früher ausgeführt wurde als der dieser obigen Tabelle. Es ist damit deutlich gezeigt, wie stark Nachreifeerscheinungen die Keimung beeinflussen.

unser Auge wesentlich beeinflussenden Strahlen abgestimmt sind, herangezogen werden. Es ist daher Aufgabe späterer Forschungen, zunächst einmal einwandfrei die Wirkung verschiedenwelligen Lichtes unter Berücksichtigung der Energie der einzelnen Spektralbezirke festzustellen. Was bis jetzt über die Wirkung von verschiedenfarbigem Licht bekannt geworden ist, ist wegen der mangelhaften Berücksichtigung der energetischen Verhältnisse der einzelnen Spektralbezirke nicht einwandfrei. Auch wäre es wichtig zu wissen, wie die chemisch wirksamsten Strahlen, die ultravioletten, die Keimung beeinflussen, denn bei allen bisher angewandten Untersuchungsmethoden sind dieselben ausgeschlossen gewesen. Dann erst würden sich endgültige Vorstellungen über die Lichtwirkung machen lassen, was aus meinen Versuchen noch nicht möglich ist.

Im Anschluß an die eben angeführten Versuche über die Wirkung der Lichtintensität habe ich mich der Beantwortung einer weiteren Frage zugewandt: Welchen Einfluß hat eine verschieden lange Belichtung der Samen im Keimbett auf die Keimung? Es ist nach dem Vorhergehenden selbstverständlich, daß die Lösung dieser Frage nur unter Berücksichtigung der Lichtintensität und der Temperatur in Angriff genommen werden kann. Bisher sind hierüber zwei Untersuchungen ausgeführt, jedoch blieb bei diesen die Intensität des Lichtes unberücksichtigt. Raciborski (1900) teilt mit, daß Tabaksamen, wenn sie gequollen sind, schon bei der Belichtung von einer Stunde stark in ihrer Keimung gefördert werden. Und Kinzel fand für Nigellasamen, die durch das Licht in der Keimung gehemmt werden, daß schon bei einer Belichtung von 3 Minuten diese hemmende Wirkung zum Vorschein kam. Demnach erschien es besonders interessant (auch war es für die Ausführung der vorhergehenden Untersuchungen notwendig zu wissen), wie derartige Untersuchungen bei den von mir benützten Samen ausfallen.

Die Versuche wurden wiederum an Samen von Epilobium hirsutum durchgeführt und zwar zunächst mit Samen im ungequollenen Zustand. Die Samen wurden also sofort nach dem Einlegen ins Keimbett 1, 5, 8, 24 und 48 Stunden bekannten Beleuchtungsintensitäten ausgesetzt und dann ins

Dunkle gebracht. Ich stelle im folgenden die betreffenden Tabellen zusammen.

Tabelle 15.

Material	Epilobium hirsutum I.																				
Versuchsbedingungen	25°. Belichtungsdauer 1, 5, 8, 24, 48 Std.																				
Beg. 17. I. 14	hell			48 Std.			24 Std.			8 Std.			5 Std.			1 Std.			dunkel		
	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%
	25° und 250 H.-K.																				
19. I. 14	51	40	45,5	64	40	52	48	40	44	4	6	5	1	1	1	0	0	0	0	0	0
20. I. 14	77	68	72,5	85	75	80	67	62	64,5	11	18	14,5	3	3	3	0	1	0,5	0	0	0
21. I. 14	81	73	77	89	79	84	72	67	69,5	12	22	17	5	5	5	3	1	2	0	0	0
22. I. 14	82	75	78,5	89	79	84	72	69	70,5	12	23	17,5	5	6	5,5	3	1	2	0	0	0
Beg. 10. XII. 13	25° und ca. 70 H.-K.																				
12. XII. 13	31	23	27	48	52	50	57	32	44,5	2	10	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13. XII. 13	62	52	57	76	77	76,5	73	61	67	10	22	16	1	2	1,5	0	1	0,5	0	0	0
15. XII. 13	69	70	69,5	84	83	83,5	74	65	69,5	12	25	18,5	1	4	2,5	0	1	0,5	0	0	0
16. XII. 13	69	70	69,5	84	83	83,5	74	65	69,5	12	25	18,5	1	4	2,5	0	1	0,5	0	0	0
Beg. 12. I. 14	25° und 3 H.-K.																				
14. I. 14	15	15	15	8	14	11	9	5	7	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15. I. 14	25	34	29,5	19	24	21,5	16	8	12	1	3	2	1	1	1	0	5	2,5	0	3	1,5
16. I. 14	27	37	32	24	28	26	16	10	13	3	3	3	1	3	2	2	6	4	0	4	2
17. I. 14	28	37	32,5	24	29	26,5	20	10	15	3	3	3	1	3	2	2	6	4	0	4	2

Anmerkung zu diesen Versuchen. Wenn bei diesen Versuchen Unregelmäßigkeiten auftraten derart, daß bei 48stündiger Belichtung mehr Keimlinge erschienen als bei ständiger Belichtung, so lag dies daran, daß bei der großen Anzahl von Schalen die einen Schalen weiter von der Lichtquelle entfernt waren als die anderen. Die Versuche sollen deswegen auch nicht mit den früheren in Vergleich gezogen werden. Auch wurde das Auszählen nicht genau in Intervallen von 24 Stunden vorgenommen.

Tabelle 16.

Beg. 17. I. 14	hell			48 Std.			24 Std.			8 Std.			5 Std.			1 Std.			dunkel		
	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%
	20° und ca. 250 H.-K.																				
19. I. 14	8	2	5	0	1	0,5	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20. I. 14	29	17	23	11	21	16	10	19	14,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21. I. 14	32	17	24,5	20	32	26	14	21	17,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22. I. 14	32	19	25,5	20	34	27	14	21	17,5	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Beg. 10. XII. 13	20° und ca. 70 H.-K.																				
12. XII. 13	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13. XII. 13	6	5	5,5	11	9	10	2	3	2,5	0	1	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15. XII. 13	14	15	14,5	20	17	18,5	3	5	4	0	1	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16. XII. 13	17	20	18,5	20	18	19	3	5	4	0	1	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Beg. 12. I. 14	20° und 3 H.-K.																				
14. I. 14	0	0	0	0	1	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15. I. 14	1	3	2	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16. I. 14	1	4	2,5	2	1	1,5	3	0	1,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17. I. 14	1	5	3	2	2	2	3	0	1,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Bei 20° hat für diese Samen von E. I eine Belichtungsdauer von 1—8 Stunden bei keiner Lichtstärke einen Erfolg, 24 stündige Belichtung hat keine wesentliche Wirkung bei niederen und mittleren Beleuchtungsstärken, und erst bei höheren Intensitäten findet eine Keimung statt. Erst 48 stündige Belichtung hat denselben Erfolg wie ständige Belichtung und zwar bei sämtlichen untersuchten Beleuchtungsstärken.

Bei 25° gestalten sich die Verhältnisse anders. Bei niederen Intensitäten liegen sie hier ebenso wie bei 20° und höheren Intensitäten, so daß also 1-, 5-, 8 stündige Einwirkung des Lichts ohne Einfluß ist, 24 stündige schon stärkere und 48 stündige die volle Wirkung besitzen. Bei mittleren und höheren Intensitäten wirkt schon eine 5 stündige Belichtung, wenn auch sehr schwach, erheblicher äußert sich 8 stündige Belichtung; und bei 24 stündiger Einwirkung des Lichts erscheint schon die volle, der ständigen Belichtung entsprechende Keimzahl.

Es ergibt sich also, daß die notwendige Belichtungsdauer sehr stark von der Temperatur und von der Beleuchtungsintensität abhängt. Je höher die Temperatur und je stärker die Beleuchtungsintensität ist, desto kürzer fällt die Belichtungsdauer aus.

Von großem Interesse war nun noch, zu erfahren, welche Belichtungszeit bei gequollenen Samen nötig ist, um sie zur Keimung zu veranlassen. Es wurden demnach Samen zunächst im Dunkeln eine genügend lange Zeit zur Quellung ausgesetzt und dann ins Licht gebracht. So wurde bei den folgenden Versuchen vorgegangen.

Tabelle 17.

Material	Epilobium hirsutum IV, ges. 4. IX. 12 bei Neckarsulm																				
Versuchsbedingungen	25° und zirka 70 H.-K. Die Samen vor der Belichtung 17 Stunden gequollen																				
Beginn der Belichtung 20. II. 14	hell			48 Std.			20 Std.			8 Std.			5 Std.			1 Std.			dunkel	
	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%
21. II. 14	14	8	11	26	16	21	5	2	3,5	2	2	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0
22. II. 14	41	28	34,5	51	36	43,5	30	25	27,5	12	6	9	2	2	2	2	0	1	0	2	1
23. II. 14	54	47	50,5	69	53	61	45	35	40	17	7	12	5	4	4,5	3	1	2	0	2	1
24. II. 14	65	70	67,5	74	60	67	48	40	44	17	9	13	8	4	6	4	3	3,5	0	2	1
25. II. 14	67	77	72	75	60	67,5	49	40	44,5	17	10	13,5	9	4	6,5	4	3	3,5	0	2	1

Anmerkung. Wegen Materialmangels konnten diese Versuche nicht mit den-

Dieser Versuch zeigt, daß 48stündige Belichtungsdauer bei einer vorhergehenden Quellungsdauer von 17 Stunden den gleichen Erfolg hat wie ständige Belichtung. Bei 20stündiger Belichtung keimen dagegen schon 30% weniger; 8stündige Belichtung hat geringe und 5stündige ganz schwache Wirkung. Das Licht von 70 H.-K. wirkt also auch nach vorhergehender Quellung nicht momentan. Erst nach einer Belichtungsdauer, die zwischen 20 und 48 Stunden liegt, ist der volle Erfolg erzielt. (Für wenige Samen genügt allerdings schon eine Belichtungsdauer von 5 Stunden.)

Nachdem durch die vorausgehenden Untersuchungen einiges über die Stärke des Lichts und die Beleuchtungsdauer bekannt geworden ist, stellte ich noch einige Versuche an, um über das Wesen der Lichtwirkung Anhaltspunkte zu gewinnen. Ich suchte zunächst festzustellen, ob das Licht die Quellung der Samen beeinflußt. Zu diesem Zwecke führte ich folgenden Versuch aus: Samen von Epilobium hirsutum wurden zu gleicher Zeit in den Keimapparat gebracht, die einen sofort ins Licht, die andern zuerst ins Dunkle und erst nach 15 Stunden ins Licht.

selben Samen ausgeführt werden, wie bei den obigen Versuchen ohne Berücksichtigung der Quellung verwendet wurden. Eine gleichzeitige Untersuchung mit Samen, die nicht gequollen waren, hatte folgendes Ergebnis:

Tabelle 18.

	Samen und Versuchsbed. wie oben. Die Samen vor der Belichtung nicht gequollen, sondern mit den obigen zusammen zu gleicher Zeit sofort belichtet.																
Beginn 20. II. 14	hell	48 Std.			20 Std.			8 Std.			5 Std.			1 Std.			dunkel
		a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	
21. II. 14	s. oben	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	s. oben
22. II. 14		7	21	14	4	5	4,5	4	1	2,5	0	0	0	0	1	0,5	
23. II. 14		34	43	38,5	11	9	10	10	1	5,5	0	5	2,5	0	2	1	
24. II. 14		42	47	44,5	16	15	15,5	12	1	6,5	3	5	4	0	4	2	
25. II. 14		45	47	46	17	18	17,5	13	2	7,5	6	6	6	0	5	2,5	

Bei diesen Samen genügte 48stündige Belichtung ohne vorherige Quellung noch nicht, um die gleiche Wirkung wie bei ständiger Belichtung zu erzielen. Beim Vergleich mit den Versuchen an früheren Samen sieht man, daß auch die Belichtungsdauer bei Samen von Epilobium hirsutum verschiedener Herkunft und verschiedenen Alters verschieden ist.

Tabelle 19.

Material	Epilobium hirsutum IV					
Versuchsbed.	25° 70 H.-K. Siehe Text!					
Beginn 19. II. 14	vom 19. I. 6h n. an hell			vom 19. I. 6h n. an dunkel bis 20. I. 9h v. dann hell		
6h n.	a	b	%	a	b	%
21. II. 14	11	22	16,5	14	8	11
22. II. 14	30	43	36,5	41	28	34,5
23. II. 14	51	63	57	54	47	50,5
24. II. 14	64	75	69,5	65	70	67,5
25. II. 14	69	80	74,5	67	77	72

Dieser Versuch zeigt, daß dem Licht am Anfang des Versuches keine Bedeutung zukam; denn die Keimung erfolgte annähernd gleich, ob nun die Samen anfänglich 15 Stunden im Licht oder im Dunkeln sich befanden. Doch ist mit 15 Stunden bald die obere Grenze erreicht, bei deren Überschreitung sich Unterschiede einstellen müßten; denn es erschienen hier zu Anfang bei den ständig belichteten Samen schon 5% mehr als bei den andern. Dies liegt daran, daß einige Samen rascher gequollen sind, und daß auf diese das Licht früher einwirkte als auf die später gequollenen. Zum gleichen Zweck wurden Samen, die vorher längere Zeit im Dunkeln standen, belichtet. So bei folgendem Versuch:

Tabelle 20.

Material	Epilobium hirsutum IV											
Versuchs-bedingungen	25° und 70 H.-K. Ein Teil der Samen vor der Belichtung 24 bzw. 70, 125 Stunden im Dunkeln; ein anderer mit diesen zusammen sofort belichtet.											
Beginn der Belichtung 28. II. 14. 6h n.	nicht zuvor im Dunkeln			zuvor 24 Stunden			70 Stunden			125 Stunden im Dunkeln		
	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%
2. III. 5½h	12	20	16	47	34	40,5	38	32	35	38	35	36,5
3. III. 5h	37	53	45	69	59	64	68	58	63	57	67	62
4. III. 4½h	64	68	66	77	72	74,5	82	85	83,5	73	76	74,5
5. III. 5h	79	74	76,5									

Wie zu erwarten war, keimten die Samen, die vorher im Dunkeln standen, nach der Belichtung viel rascher als diejeni-

gen, die ohne vorhergehende Verdunklung belichtet wurden[1]). Es beträgt die Zeit, die verstrichen sein mußte, bis die letzteren gleichhohe Keimprozente aufwiesen wie die ersteren, weniger als 24 Stunden. Es stimmt dies mit dem vorhergehenden Versuch annähernd überein. Das Endresultat wird natürlich bei beiderlei Samen dasselbe sein, nur wird es von den vorher verdunkelten früher erreicht sein als von den andern. Die beiden letzten Versuche deuten also mit großer Wahrscheinlichkeit darauf hin, daß das Licht während der Quellung der Samen beinahe keinen Einfluß ausübt, die Quellung als solche demnach nicht beeinflußt.

Um festzustellen, wie lange das Wasser braucht, bis es durch die Samenschale eingedrungen ist, wandte ich die von A. Fischer beschriebene Methode an. Die Samen wurden sorgfältig abgetrocknet, darauf wurde die Schale mittels Nadel und Pinzette vom Sameninnern entfernt, letzteres nochmals abgetrocknet und dann auf Kobaltpapier ausgepreßt. Schon nachdem die Samen ein bis zwei Stunden auf feuchtem Substrat gelegen hatten, konnte auf diese Weise bei einem Teil der Samen ein roter Fleck erzielt werden, den man bei kürzerer Dauer der Quellung nicht erhielt. Befanden sich die Samen länger als 2 Stunden, etwa 6 Stunden, im Wasser, so trat bei sämtlichen Samen beim Auspressen ein roter Fleck auf. Mittels dieser Methode kann jedoch nur festgestellt werden, daß das Wasser in das Sameninnere eindringt, und daß dies sehr bald nach dem Einlegen in feuchtes Substrat geschieht, nicht aber, wenn die Quellung vollständig vor sich gegangen ist.

Aus den vorhergehenden Untersuchungen ergab sich also, daß das Licht nicht auf die Quellung einwirkt.

Es ließe sich nun mit Gaßner die Ansicht vertreten, daß das Licht in der Samenschale ein »Hemmungsprinzip« beseitige. Es wäre denkbar, das durch die Belichtung der Sauerstoff-Durchtritt durch die Samenschale begünstigt wird. Crocker, Shull und Becker haben früher schon für nicht »lichtempfindliche« Samen festgestellt, daß die Samenschale den Durchtritt von

[1]) Der Versuch zeigt außerdem, daß eine Verdunklungsdauer von 125 Stunden die Keimung bei vorhergehender Belichtung nicht hemmt.

Sauerstoff hemmen kann, und bei der vom Licht begünstigten Chloris ciliata hat Gaßner dasselbe für die Spelzen gefunden. Außer diesen Versuchen von Gaßner legen auch die Versuche Lehmanns eine solche Erklärung nahe. Derselbe zeigt, daß angestochene Samen von Epilobium hirsutum auch im Dunkeln unter denselben Bedingungen keimen, unter denen sie intakt nur im Licht keimen würden. Auch konnte ich eine ähnliche Begünstigung der Keimung durch Anstechen bei Samen von Oenothera biennis und Scrophularia nodosa beobachten, die wie oben ausgeführt, auch vom Licht begünstigt werden[1]). Indessen hat schon Lehmann (1912 S. 396) darauf hingewiesen, daß auf Grund der bis jetzt vorliegenden Untersuchungen die Frage noch nicht völlig entschieden werden kann, ob die Wirkung des Lichtes bei der Keimung auf der Beeinflussung der Samenschale beruht oder auf der Beeinflussung des Sameninnern. Es ist sehr leicht möglich, daß bei der Keimung eine kombinierte Wirkung von Licht und Sauerstoff vorhanden ist, derart, daß der Sauerstoff, der fraglos bei der Keimung notwendig ist, dabei in irgendeine Reaktion eingeht. Unter normalen Verhältnissen kann durch die Samenschale eine langsame Diffusion des Sauerstoffs vor sich gehen, welche bei höherem Partialdruck (Gaßner) oder bei Entfernung und Verletzung der Samenschale (Lehmann) stark vergrößert wird, so daß dadurch eine Beschleunigung der Reaktion hervorgerufen wird. Das Licht kann aber beidemal auch auf diese im Innern vor sich gehende Reaktion beschleunigend wirken; diese Beschleunigung kommt aber nur dann merklich zur Geltung, wenn die Reaktion an und für sich langsam verläuft.

Schon die überaus niedrigen Intensitäten und die noch im folgenden zu besprechenden Versuche mit schwachen Säuren sprechen nicht sehr für die Annahme, daß die Wirkung des Lichtes auf einer Beeinflussung der Schale beruht. Folgende Versuche widersprechen aber vollständig einer solchen Erklärung (S. Tab. 21, S. 819).

Dieser Versuch zeigt, daß bei der vorliegenden Samenprobe eine 48stündige Belichtung im Keimmedium ohne vorhergehende Quellung im Dunkeln (die Samen waren innerhalb dieser Zeit

[1]) Hierüber wird an anderer Stelle näheres berichtet werden.

Tabelle 21.

Material	Epilobium hirsutum IV					
Versuchsbedingungen	25° ca. 70 H.-K. 48 Stunden belichtet, die einen nach einer vorhergehenden Quellungsdauer im Dunkeln von 17 Stunden, die anderen direkt, mit diesen zu gleicher Zeit belichtet.					
Beginn der Belichtung 20. II. 11h v.	vorher gequollen und dann 48 Stunden hell			nicht vorher gequollen, sofort 48 Stunden belichtet		
	a	b	%	a	b	%
21. II. 1/25h	26	16	21	0	0	0
22. II. 11h	51	36	43,5	7	21	14
23. II. 10h	69	53	61	34	43	38,5
24. II. 5h	74	60	67	42	47	44,5
25. II. 4h	75	60	67,5	45	47	46

längst gequollen, die Samenschale ist bereits nach ein bis zwei Stunden wasserdurchtränkt) noch nicht die volle Wirkung ausübte, welche 48stündige Belichtung bei vorhergehender Quellung im Dunkeln hatte. Das Endresultat blieb im ersten Fall ziemlich weit hinter dem Maximum zurück. Eine Beeinflussung der Samenschale durch das Licht kann man diesen Versuchen zufolge nicht mehr annehmen, denn in beiden Fällen hat das Licht eine gleichlange Zeit auf die Samenschale eingewirkt, die Samenschale hätte also beidemal gleichmäßig verändert sein müssen, und demnach hätten die vor der Belichtung nicht gequollenen Samen das Maximum, wenn auch später, erreichen müssen. Im gleichen Sinne muß der folgende Versuch mit 20stündiger Belichtungsdauer gedeutet werden:

Tabelle 22.

Material und Versuchsbedingungen genau wie im vorhergehenden Versuch; nur statt 48stündiger Belichtung **20**stündige.

Beginn der Belichtung 20. II. 3h n.	zuvor gequollen und dann 20 Stunden belichtet			nicht vorher gequollen, 20 Stunden belichtet		
	a	b	%	a	b	%
21. II. 1/25h n.	5	2	3,5	0	0	0
22. II. 11h v.	30	25	27,5	4	5	4,5
23. II. 5h n.	45	35	40	11	9	10
24. II. 5h n.	48	40	44	16	15	15,5
25. II. 4h n.	49	40	44,5	17	18	17,5

Sehen wir demnach von einem Einfluß des Lichtes auf die Samenschale ab, so kann man bei der Wirkung auf das Samen-

innere an eine Reizwirkung denken oder aber an eine direkte chemische Wirkung des Lichtes. Wie schon Lehmann auseinandergesetzt hat, vertraten Pfeffer und Jost die Ansicht, daß bei der Lichtkeimung eine Reizwirkung des Lichtes vorläge. Dieser Ansicht haben sich eine Reihe weiterer Forscher angeschlossen. Von anderer Seite ist aber auch schon darauf hingewiesen worden, daß eine chemische Wirkung sehr wohl in Frage kommen kann (Palladin). Die Ansicht, daß bei der Lichtkeimung ein Reiz vorliegt, wird durch Jost folgendermaßen begründet: »Beim Tabak genügt eine einstündige Belichtung der wasserdurchtränkten Samen, um dann auch im Dunkeln die Keimung zu ermöglichen. Auch zeigte sich, daß Lichtreiz nur unter bestimmten Verhältnissen nötig ist, bei Chloris ciliata z. B. nur bei ungenügender Sauerstoffzufuhr, zu niedriger Temperatur und mangelhafter Nachreife. Unter diesen Umständen erscheint es begreiflich, daß Licht durch andere Reize, z. B. chemische oder thermische ersetzt werden kann.« Diese Ansicht wird also im wesentlichen auf die vereinzelte, heute wegen des Mangels einer Angabe über die übrigen Versuchsbedingungen kaum noch völlig beweiskräftige Angabe Raciborskis begründet, daß auch bei der Lichtkeimung wie bei anderen bekannten Lichtreizen eine sehr kurze Dauer der Lichtwirkung nötig sei, daß also auch hier die »Präsentationszeit« gering sei. Nimmt man aus der von Blaauw (1909 S. 20) aufgestellte Tabelle über die Präsentationszeiten beim Phototropismus mit verschiedenen Intensitäten den Wert für die Lichtstärke, welcher meinen Versuchen am meisten entspricht — 45 Kerzen —, so ist die Präsentationszeit für die Krümmung der Avenakeimlinge $^2/_5$ Sekunden. Für meine Versuche ergibt sich aber, daß bei 70 Kerzen und optimaler Temperatur nach 20stündiger Belichtung erst für 50% der Samen die Präsentationszeit erreicht ist. Nur für sehr wenige Samen ist die Präsentationszeit 5 bis 8 Stunden. Die »Präsentationszeit« wäre also unverhältnismäßig höher bei der Lichtkeimung als bei den Lichtreizen; auch bei anderen bekannten Reizen sind die Präsentationszeiten weit niedriger befunden worden; so beträgt sie für den Geotropismus wenige Minuten.

Außerdem läßt sich bei dieser Lichtwirkung wohl kein Reiz-

mengengesetz ableiten, wie dies bei anderen Reizen gefunden wurde, doch soll hierauf noch nicht näher eingegangen werden.

Ferner sei nochmals darauf hingewiesen, daß das für alle Reize gültige Fechnersche Gesetz aus meinen obigen Versuchen nicht abgeleitet werden kann.

Auf Grund dessen und fernerhin auf Grund der späteren Untersuchungen über das Substrat bin ich davon abgekommen, die Wirkung des Lichtes bei der Keimung als einen Reiz auf das Protoplasma aufzufassen; schon Lehmann hat die Möglichkeit in Betracht gezogen, daß das Licht eine rein chemische Wirkung haben kann, und Palladin schreibt über das Lichtkeimungsproblem: »Es ist bekannt, daß die Samen gewisser Pflanzen nur im Dunkeln keimen. Andere Samen, sowie Sporen bedürfen dazu im Gegenteil des Lichtes. Das Licht wirkt in diesem Fall (und überhaupt bei Wachstumserscheinungen), nicht nur wie ein einen Sperrhaken beseitigender Auslösungsreiz, sondern als notwendige Energie, welche bei den betreffenden Reaktionen verbraucht wird. Das erhält unter anderem aus dem Umstand, daß das Lichtbedürfnis vieler Samen von ihrem Reifezustand abhängt: ungenügend ausgereifte Samen sind besonders lichtbedürftig.« Nach den vorhergehenden Mitteilungen kann ohne weiteres zugegeben werden, daß das Licht als notwendige Energie wirkt, die zwar nicht etwa wie beim Assimilationsprozeß gespeichert wird, sondern zur Erhöhung der Geschwindigkeit einer Reaktion verbraucht wird (katalytische Lichtreaktion), wie es bei den allermeisten bekannten photochemischen Prozessen der Fall ist. Die starke Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur und die Tatsache, daß höhere Temperaturen die Keimung ebenfalls im Dunkeln auslösen, sprechen dafür, daß hier eine Reaktion abläuft, die durch Licht und Temperaturerhöhung beschleunigt wird. Den ausschlaggebenden Grund hierfür aber werden die Ergebnisse liefern, die sich bei meinen Untersuchungen über Substratwirkung im folgenden herausstellen.

Wirkung des Substrates.

Lehmann (1909) hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, wie wichtig die Beachtung des Substrates bei Samen ist, deren Keimung vom Licht beeinflußt wird. Er fand, daß Samen von

Ranunculus sceleratus, die unter bestimmten Bedingungen auf destilliertem Wasser nicht keimten, ceteris paribus auf Erde und Knopscher Nährlösung zu sehr hohen Prozenten keimten. Auf andern Substraten, wie HCl, KOH, Fe_2Cl_6, H_2O_2 usw. dagegen erhielt er keine Keimung im Dunkeln, ebensowenig auf Erdauszügen. Die Wirkung von Erde und Knopscher Nährlösung wurde in der Folge noch bei andern vom Licht begünstigten Samen festgestellt. So fand Gaßner für Chloris ciliata, daß deren Samen »unter allen Umständen im Dunkeln keimen, wenn die Körner auf Knopscher Nährlösung zur Keimung gebracht werden; Keimung auf Erde wirkt ähnlich wie auf Nährlösung«. Einen Unterschied zwischen der Keimung auf Erde und der auf Filtrierpapier fand Baar (1912) für Samen von Amarantus, die vom Licht bei der Keimung beeinträchtigt werden.

Gümbel (1913) zeigte dann, daß Samen von Sinapis arvensis, die im Dunkeln nicht keimten, wenn sie dauernd auf dem gleichen Keimbett lagen, durch Umlegen auf ein anderes Keimbett auch im Dunkeln zur Keimung zu bringen waren. Man erkennt also aus diesen Angaben, daß dem Substrat eine große Bedeutung auch bei der Lichtkeimung zukommt. Die Wirkung des Substrates kann sowohl in seiner physikalischen Beschaffenheit als in seiner chemischen Natur begründet sein. Bei meinen Untersuchungen habe ich diese beiden Gesichtspunkte in Betracht gezogen; ich werde hierauf während der Erörterung derselben zurückkommen.

Wirkung von Erde, Sand und Filtrierpapier.

Zu Anfang untersuchte ich, ob die bei der Keimung einiger Samen beobachtete Wirkung der Erde auch bei andern vom

[1]) Es hat auch sehr den Anschein, daß stärker nachgereifte Samen schon durch geringe Lichtintensitäten begünstigt werden und bereits bei niedrigeren Temperaturen im Dunkeln stärker keimen als Samen geringeren Alters. Dies zeigt ein Vergleich der Epilobiumsamen I (vom Herbst 1913) und Epilobiumsamen II (vom Herbst 1912), welche beide, zu gleicher Zeit untersucht, erhebliche Unterschiede aufweisen und zwar derart, daß die ersteren Samen auf stärkere Lichtintensitäten und höhere Temperaturen angewiesen sind. Ebenso wurde für Lythrum festgestellt, daß bei 30° im Dunkeln ein Jahr später viel stärkere Keimung erfolgte als das Jahr vorher unter denselben Bedingungen.

Licht in der Keimung geförderten Samen festzustellen ist. Gleichzeitig zog ich zu diesen Versuchen Sand verschiedener Herkunft hinzu, da schon mehrmals über eine günstige Wirkung von sandigem Substrat bei anderen Samen berichtet wurde (Laschke 1907 und Lehmann 1909). Ich führe hierzu folgende Versuche an:

Tabelle 23.

Material	Epilobium hirsutum V, von Haage und Schmidt im Jahr 1911 bezogen.														
Versuchsbedingungen	Laboratoriumszimmer dunkel. Schwankende Temperatur zwischen 16 und 21°. Substrat: Erde, Sand, Erdauszüge.														
Beginn 17. VII. 12	Filtrierpapier und destilliertes Wasser			Erde und destilliertes Wasser			Kalbaumscher Sand und destilliertes Wasser			Flußsand und destilliertes Wasser			Krupersand und destilliertes Wasser		
	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%
25. VII. 12	5	6	5,5	3	3	3	10	11	10,5	5	2	3,5	6	2	4
31. VII. 12	5	6	5,5	10	11	10,5	52	51	51,5	10	8	9	15	10	12,5
6. VIII. 12	11	6	8,5	11	15	13	83	83	83	26	17	21	44	64	54
	Filtrierpapier und kalter Bodenauszug			Kalbaumscher Sand und kalter Bodenauszug			Filtrierpapier und heißer Bodenauszug			Kalbaumscher Sand und heißer Bodenauszug		
	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%			
25. VII. 12	12	15	13,5	9	10	9,5	5	1	3	9	11	10			
31. VII. 12	12	19	15,5	65	30	47,5	5	1	3	18	28	23			
6. VIII. 12	12	23	17,5	66	45	55,5	7	3	5	49	52	50,5			

Anmerkung. Im Licht keimten, wie ein Vorversuch ergab, in 10 Tagen zirka 90% bei denselben Bedingungen.

Tabelle 24.

Material	Epilobium hirsutum V											
Versuchsbedingungen	Laboratoriumszimmer hell (Tageslicht) und dunkel Temperatur von 16—21° schwankend. Substrat: Sand und Erde.											
Beginn 15. VI. 12	hell Erde			hell Kalb. Sand			dunkel Erde			dunkel Kalb. Sand		
	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%
18. VI. 12	4	0	2	5	0	2,5	0	0	0	0	0	0
21. VI. 12	55	43	49	56	47	51,5	3	3	3	11	10	10,5
24. VI. 12	71	85	78	84	88	86	6	3	4,5	71	76	73,5
25. VI. 12	75	86	80,5	84	89	86,5	6	3	4,5	71	76	73,5

Tabelle 25.

Material	Ranunculus acer. Geerntet am 12. VII. 12 im botanischen Garten Tübingens																	
Versuchsbedingungen	Keimapparat 30°, hell und dunkel. Substrat: Erde, Sand, Filtrierpapier (Gaslicht)																	
Beginn 9. XI. 12	hell									dunkel								
	Filtrierpapier mit destilliertem Wasser			Erde mit destilliertem Wasser			Sand mit destilliertem Wasser			Filtrierpapier mit destilliertem Wasser			Erde mit destilliertem Wasser			Sand mit destilliertem Wasser		
	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%
20. XI. 12	18	10	14	25	31	28	15	55	35	1	0	0,5	3	2	2,5	5	7	6
													bis 26. XI.					
30. XI. 12	75	66	70,5	bis 26. XI.			52	82	67	2	0	1	4	3	3,5	18	13	15,5
3. XII. 12	85	85	85	34	38	36	74	85	79,5	2	0	1				18	18	18
				dann die Weiterkeimung durch Pilzbefall verhindert.									dann abgebrochen					

Die Versuche zeigen, daß Erde als Substrat die Keimung dieser Samen bei den angewandten Bedingungen kaum beeinflußt. Ebensowenig hatten Versuche mit Erdauszügen zu bemerkenswerten Resultaten geführt; kalter Erdauszug scheint ohne Einfluß zu sein, während heißer die Keimung von Epilobium hirsutum sogar etwas beeinträchtigt. Ich habe mich mit dieser Feststellung, daß Erde als Substrat nicht bei allen Samen wirksam ist, die durch das Licht in der Keimung beeinflußt werden, begnügt und habe mich im folgenden nicht weiter mit Versuchen auf Erde beschäftigt.

Aus den Versuchen ergibt sich aber außerdem, daß die Samen auf Kalbaumschem chemisch reinem Sand besonders gut im Dunkeln keimen, während auf anderen Sanden trotz etwa gleicher Korngröße dies nicht zu beobachten war. Schon daraus war zu schließen, daß weniger physikalische als chemische Eigenschaften des Sandes diese Wirkung auslösten. Auffallend ist auch, daß Lehmann ebenfalls bei der Keimung von

Stellariasamen die starke Begünstigung durch den Kalbaumschen Sand fand (1909). Ich fragte zur Aufklärung dieser Verhältnisse bei der Firma Kalbaum an, auf welche Weise der betreffende Sand gereinigt worden sei, und erhielt die Auskunft, daß dazu Säure verwendet worden war; andere zur Versendung kommende Sande waren durch Glühen gereinigt. Ich bezog daher nochmals solchen Sand, der mit Säure gereinigt war, und zwei andere Sande, die auf andere Weise gereinigt waren, und stellte damit folgenden Versuch an:

Tabelle 26.

Material	Epilobium hirsutum IV.								
Versuchsanordnung	22°. Dunkel. Substrat: Sande, die verschieden gereinigt.								
Beginn 30. XI. 12	1. Seesand, mit Säure gereinigt			2. Seesand geglüht			3. Quarzsand gewaschen u. geglüht		
	a	b	%	a	b	%	a	b	%
3. XII. 12	3	5	4	0	1	0,5	2	0	1
5. XII. 12	5	8	6,5	0	1	0,5	2	0	1
9. XII. 12	5	11	8	0	1	0,5	2	0	1
16. XII. 12	5	11	**8**	0	1	**0,5**	2	0	**1**

Auch hierbei zeigte sich, daß auf den mit Säure gereinigten Sand eine bessere Keimung erfolgte als auf den beiden anderen Sanden, wenngleich die Wirkung diesmal schwächer ausfiel als bei dem früher bezogenen Sand. Eine physikalische Wirkung konnte also nicht mehr in Frage kommen; es lag vielmehr nahe, an die Wirkung von schwachen Säuren zu denken, nachdem ja auch schon A. Fischer (1907) die Wirkung schwacher Säuren bei der Keimung von Wasserpflanzensamen festgestellt hatte. Ich untersuchte daher, ob nicht durch schwache Säuren eine Keimung im Dunkeln zu erzielen war, bei Temperaturen, bei denen nur Keimung im Licht erfolgte. Ehe ich mich der Besprechung dieser Untersuchungen zuwende, möchte ich noch kurz auf meine Befunde bei Anwendung der Knopschen Nährlösung eingehen.

Wirkung der Knopschen Nährlösung.

Auf Knopscher Nährlösung stellte ich zunächst Versuche mit Ranunculus sceleratus an. Diese Versuche brachten mir

dieselben Ergebnisse, wie sie Lehmann erhalten hatte; die Samen keimten zu hohen Prozentsätzen in der Vermehrung im Dunkeln, wenn sie auf Filtrierpapier gebracht wurden, das mit Knopscher Nährlösung getränkt wurde, wie folgender Versuch zeigt:

Tabelle 27.

Material	Ranunculus sceleratus, gesammelt 12. VII. 12			
Versuchsbedingungen	Vermehrung. Dunkel. Substrat: Knopsche Nährlösung von der bei Lehmann (1909) angegebenen Zusammensetzung.			
Beg. 8. I. 13	Knop			Dest. Wasser
	a	b	%	
21. I. 13	8	5	6,5	0
27. I. 13	58	44	51	0
29. I. 13	65	64	64,5	0
31. I. 13	71	81	76	0

Demgegenüber ist bemerkenswert, daß ich im Keimapparat, ähnlich wie schon früher bei den Versuchen über Lichtwirkung mitgeteilt wurde, im Dunkeln weder bei 22° noch bei 30° trotz wiederholter Versuche eine Keimung auf Knopscher Nährlösung erzielte. Wie früher schon erwähnt, muß für Ranunculus sceleratus an eine günstige Wirkung des Temperaturwechsels gedacht werden. Doch habe ich diese Frage nicht weiter verfolgt, ebensowenig die, ob bei der Wirkung der Nährlösung eine bestimmte Komponente derselben, oder erst die Nährlösung als solche in Frage kommt.

Außerdem habe ich Versuche mit Epilobium hirsutum bei 22°, Verbascum lychnitis bei 20°, Lythrum Salicaria bei 22 und 30° auf Knopscher Nährlösung angestellt, doch habe ich hierbei nie eine Keimung im Dunkeln erzielt.

Wirkung von Säuren.

Zur Feststellung einer evtl. Wirkung von Säuren untersuchte ich die Keimung von Epilobiumsamen auf 0,2 bzw. 0,3 molekularen Lösungen von Salzsäure und Schwefelsäure (s. Tab. 28, S. 827).

Durch diese Zahlen ist festgestellt, daß die benützten Säuren die Keimung im Dunkeln stark begünstigten. Aus der Tabelle läßt sich aber erkennen, daß je nach Konzentration der Säure

Tabelle 28.

Material	Epilobium hirsutum IV.		
Versuchsbedingungen	24°. Dunkel. Substrat: H_2SO_4 (0,3 mol.), HCl (0,2 mol.)		
Beginn 9. XI. 12	H_2SO_4 %	HCl %	
13. XI. 12	5	18	Auf dest. Wasser keimten
18. XI. 12	16	43	in derselben Zeit 3 bis 4%
20. XI. 12	24	43	der Samen.

eine verschieden starke Wirkung erzielt wurde. Um diesen Einfluß der verschiedenen Konzentrationen genauer festzustellen, wurde der folgende Versuch mit verschiedenen Konzentrationen von Salzsäure angestellt:

Tabelle 29.

Material	Epilobium hirsutum II.											
Versuchs-bedingungen	22°. Dunkel. Substrat: HCl verschiedener Konzentration											
Beg. 26. XI. 12	0,025 mol.			0,05 mol.			0,1 mol.			0,2 mol.		
	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%
28. XI. 12	2	6	4	0	4	2	4	3	3,5	5	6	5,5
29. XI. 12	4	9	6,5	5	4	4,5	16	20	18	17	17	17
30. XI. 12	5	10	7,5	11	6	8,5	30	30	30	25	22	23,5
2. XII. 12	9	10	9,5	17	11	14	45	44	44,5	35	34	34,5
3. XII. 12	**11**	**10**	**10,5**	**24**	**16**	**20**	**55**	**50**	**52,5**	38	41	39,5
4. XII. 12	18	19	18,5	**37**	**23**	**30**	**62**	**58**	**60**	46	45	45,5
5. XII. 12	**25**	**24**	**24,5**	**49**	**37**	**43**	66	60	63	49	46	47,5
6. XII. 12	36	30	33	55	46	50,5	68	64	66	49	47	48
7. XII. 12	**39**	**82**	**35,5**	**64**	**55**	**59,5**	68	64	66	49	49	49
9. XII. 12	**45**	**41**	**43**	**78**	**72**	**75**	68	67	66	49	49	49
10. XII. 12	**45**	**43**	**44**	**32**	**77**	**79,5**	68	67	67,5	49	49	49
11. XII. 12	**46**	**46**	**46**	**86**	**80**	**83**	68	67	67,5	49	49	49
12. XII. 12	**46**	**46**	**46**	**90**	**84**	**87**	68	67	67,5	49	49	49

Die Wirkung der verschiedenen Konzentrationen ist aus diesem Versuch gut ersichtlich. Am meisten wird die Keimung von 0,1 molekularer Lösung beschleunigt. Besonders in den ersten Tagen verläuft sie weit rascher als auf 0,025 und 0,05 molekularen Lösung. Dagegen muß diese Konzentration für einen Teil der Samen schon zu stark gewesen sein, da die Keimung nur bis zu etwa 70% erfolgte. Die doppelt so starke Konzentration von 0,2 mol. pro Liter hatte ebenfalls zu Anfang eine Beschleunigung der Keimung zur Folge gehabt, doch machten sich die schädigenden Einflüsse noch früher und bei

einem größeren Prozentsatz der Keimlinge geltend. Demgegenüber bewirkte die niedere Konzentration von 0,05 mol. anfänglich eine weniger starke Beschleunigung, aber die schädigende Wirkung der Säure auf die Keimlinge trat hierbei viel weniger in die Erscheinung, so daß annähernd 90% der Samen im Dunkeln keimten. Bei noch schwächeren Konzentrationen nimmt die Beschleunigung der Keimung noch mehr ab und zwar entsprechend der Konzentration, denn es läßt sich aus dieser Tabelle das interessante Ergebnis ableiten, daß (unter Ausschluß der ersten Tage, wo sich Verschiedenheiten durch die Quellung einstellten) die Beschleunigung der Keimung annähernd proportional der Konzentration der Säure zunimmt, solange keine schädigende Wirkung der Säure auftritt (vgl. hierzu die durch Fettdruck hervorgehobenen Zahlen).

Die Wirkung der Säuren bei der Keimung und die Abhängigkeit von der Konzentration wurde noch bei einer Reihe anderer Samen, bei denen ein günstiger Lichteinfluß bekannt ist, festgestellt.

Epilobium roseum verhält sich ähnlich wie E. hirsutum, wie die folgende Tabelle zeigt:

Tabelle 30.

Material	Epilobium roseum, gesammelt 1. X. 12 bei Tübingen								
Versuchsbedingungen	22°, hell (Gaslicht) und dunkel. Substrat: Destilliertes Wasser und HCl (0,1 mol.)								
Beginn 16. XII. 12	hell destilliertes Wasser			dunkel destilliertes Wasser			dunkel HCl		
	a	b	%	a	b	%	a	b	%
18. XII. 12	11	12	11,5	0	0	0	14	12	13
19. XII. 12	62	71	66,5	0	0	0	29	22	25,5
20. XII. 12	73	77	75	0	0	0	47	39	43
21. XII. 12	76	85	80,5	1	0	0,5	57	53	55

Eine 0,1 molekulare Lösung von HCl wirkt auf diese Samen ganz ähnlich wie auf Samen von Epilobium hirsutum. Es läßt sich hier noch E. parviflorum anreihen. Dieses keimte bei 22° im Dunkeln auf einer 0,1 mol. Lösung von HCl in 12 Tagen zu 64%, auf destilliertem Wasser in derselben Zeit nur zu 10% (im Licht erscheinen in derselben Zeit und unter gleichen Bedingungen 85%).

Die Wirkung von Säuren bei der Keimung wurde noch an folgenden Samen festgestellt: Lythrum salicaria, Scrophularia nodosa, Verbascum thapsiforme, Digitalis purpurea, Oenothera biennis. Die folgenden Tabellen, bei denen auch die Konzentration der Säure berücksichtigt wurde, gehören hierher:

Tabelle 31.

Material	Lythrum Salicaria, gesammelt 11. X. 12 [1]															
Versuchsbedingungen	30°. Substrat: HCl in verschiedenen Konzentrationen und destilliertem Wasser															
Beginn 17. XII. 12	hell		dunkel													
	destilliertes Wasser		destilliertes Wasser			HCl (0,025 mol.)			HCl (0,0125 mol.)			HCl (0,00625 mol.)				
	a	b	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%		
19. XII. 12	**99**	**98**	0	0	0	0	0	0	1	2	1,5	20	13	16,5		
20. XII. 12			3	6	5,5	0	0	0	31	24	27,5	70	44	57		
21. XII. 12			6	16	11	0	0	0	38	31	34,5	77	50	63,5		
3. I. 13			9	17	13	0	0	0	39	38	38,5	77	52	64,5		

Tabelle 32.

Material [2]	Scrophularia nodosa, gesammelt 10. X. 13 bei Neckarsulm																			
Versuchsbedingungen	25°. Substrat: HCl in verschiedenen Konzentrationen																			
Beginn 11. XI. 13	hell		dunkel																	
	destilliertes Wasser		destilliertes Wasser			HCl (0,1 mol.)			HCl (0,05 mol.)			0,025 mol.			0,01 mol.			0,006 mol.		
			a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%	a	b	%
14. XI. 14	67		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15. XI. 14	**99**		3	0	0	0	0	3	1,5	1	2	1,5	11	9	10	11	14	12,5		
18. XI. 14			3	0	0	0	7	5	6	13	19	16	30	12	21	18	22	20		
20. XI. 14			3	1	2	1,5	27	23	25	42	28	35	55	51	53	56	58	57		
21. XI. 14			3	1	5	3	43	30	36,5	52	33	42,5	71	71	71	66	79	72,5		
22. XI. 14			3	5	9	7	49	44	46,5	56	36	46	75	73	74	74	82	78		
24. XI. 14			3	12	13	12,5	52	47	49,5	57	39	48	79	80	79,5	82	82	82		
25. XI. 14			3	16	21	18,5	52	47	49,5	57	42	49	85	82	83,5	83	82	82,5		

[1]) Vgl. hierzu die Tabelle 1 und 2 und 14 und die Anmerkung S. 810.

[2]) Bei diesem Versuch konnte das Auszählen nicht genau vorgenommen werden, da die Keimlinge beim Austritt aus der Schale von Pilzen befallen und zerstört wurden, und derartige Keimlinge nicht mitgerechnet werden konnten.

Tabelle 33.

Material	Verbascum thapsiforme, gesammelt 5. X. 12				
Versuchsbedingungen	25°. Dunkel. Substrat: HCl in versch. Konzentrationen				
Beginn 6. XII. 13	0,1 mol.	0,05 mol.	0,01 mol.	0,006 mol.	Dest. Wasser
12. XII. 13	1	2	33	13	0
13. XII. 13	1	6	35	13	2
15. XII. 13	1	8	58	18	3
17. XII. 13	1	16	69	21	3
19. XII. 13	1	18	79	21	3

Tabelle 34.

Material	Oenothera biennis, gesammelt 8. X. 13				
Versuchsbedingungen	22°. Dunkel. Substrat: HCl in versch. Konzentrationen				
Beginn 15. XI. 13	0,2 mol.	0,1 mol.	0,05 mol.	0,006 mol.	Dest. Wasser
17. XI. 13	0	0	0	3	0
18. XI. 13	0	0	1	4	0
19. XI. 13	0	0	2	15	3
21. XI. 13	0	0	5	22	9
25. XI. 13	0	0	10	22	11

Tabelle 35.

Material	Digitalis purpurea, gesammelt 29. IX. 13			
Versuchsbedingungen	25°. Dunkel. Substrat: HCl in versch. Konzentrationen			
Beginn 19. III. 14	0,1 mol.	0,025 mol.	0,006 mol.	Dest. Wasser
26. III. 14	0	0	11	9
28. III. 14	0	0	22	16
30. III. 14	0	10	38	26
31. III. 14	0	15[1])	40	26
1. IV. 14	0	19[1])	47	27
2. IV. 14	0	20[1])	50	28
3. IV. 14	0	22[1])	52	28

Vergleicht man die Tabellen, so sieht man, daß die optimale wie die maximale und minimale Säurekonzentration bei den einzelnen Samenarten verschieden ist. Während für Epilobium hirsutum die optimale Konzentration eine 0,05 molekulare Lösung war, keimte Lythrum salicaria am besten auf einer 0,006 mol. Lösung und niedrigeren Konzentrationen. Bei Scrophularia

[1]) Die Keimlinge waren zwar aus der Schale ausgetreten, wurden aber sofort nachher von der Säure zerstört, so daß dadurch das genaue Auszählen erschwert war.

nodosa wirken Lösungen von 0,01 und 0,006 mol. pro Liter am günstigsten, Verbascum thapsiforme hat seine optimale Konzentration bei 0,01 mol., während Oenothera biennis und Digitalis purpurea nur noch von ganz niederen Konzentrationen in ihrer Dunkelkeimung begünstigt werden. Doch dürfen diese Angaben nicht absolut genommen werden, da sehr wahrscheinlich eine Abhängigkeit der Konzentration von der Temperatur besteht, denn es ist beim Vergleich der Tabellen beachtenswert, daß gerade solche Samen (Digitalis, Oenothera, Lythrum), die bei der angewandten Temperatur bereits im Dunkeln zu keimen beginnen, schon durch sehr niedrige Konzentrationen in der Keimung beschleunigt werden, während bei den übrigen etwas stärkere Konzentrationen wirksam sind. Doch wurde den evtl. Beziehungen zwischen Konzentration und Temperatur von mir nicht weiter nachgeforscht, ebensowenig darüber Versuche angestellt, ob auch die maximalen und minimalen Konzentrationen solche Beziehungen erkennen lassen, wie es den Anschein hat. Es sei nur hierzu der eine Versuch angeführt:

Tabelle 36.

Material	Scrophularia nodosa, gesammelt 10. X. 13				
Versuchsbedingungen	23°. Dunkel. Substrat: HCl in versch. Konzentrationen				
Beginn 4. XI. 13	0,2 mol.	0,1 mol.	0,05 mol.	0,025 mol.	Dest. Wasser
10. XI. 13	0	0	0	0	0
12. XI. 13	0	1	0	1	0
18. XI. 13	0	5	0	1	0

Während bei 25° (s. Tab. 32 S. 829) Konzentrationen von 0,01 und 0,006 mol. die stärkste Wirkung hatten, zeigten bei 23° diese niederen Konzentrationen beinahe keine Wirkung, und erst die stärkere Konzentration 0,1 mol. hatte schwachen Einfluß. Schon aus diesem Versuch und sodann aus den beiden folgenden läßt sich erkennen, daß, um den Einfluß von Säuren bei der Keimung festzustellen, nicht unter eine bestimmte Temperaturgrenze herabgegangen werden darf; diese liegt aber für die einzelnen Samenarten verschieden.

So keimt Verbascum bei 20° im Dunkeln bei keiner Konzentration, welche bei 25° als wirksam befunden wurde.

Tabelle 37.

Material	Verbascum thapsiforme, gesammelt 5. X. 12				
Versuchsbedingungen	20°. Dunkel. Substrat: HCl in versch. Konzentrationen				
Beginn 6. XII. 13	0,1 mol.	0,05 mol.	0,01 mol.	0,006 mol.	Dest. Wasser
12. XII. 13	0	0	0	0	0
13. XII. 13	0	0	0	0	0
15. XII. 13	0	0	0	0	0
16. XII. 13	0	0	0	0	0
18. XII. 13	0	0	0	0	0

Ähnlich verhält sich Lythrum: bei 22° erzielte ich weder auf stärkeren noch schwächeren Konzentrationen (0,2; 0,1; 0,05; 0,025; 0,1; 0,006 mol.) eine Keimung in der den obigen Versuchen entsprechenden Zeit, obwohl im Licht auch hier schon eine Keimung vor sich geht. Die Wirkung des Lichtes und der Säure macht sich demnach nicht von gleichen Temperaturen ab bemerkbar.

Während für alle angeführten Samen ein deutlicher Einfluß von Säure auf die Keimung im Dunkeln festzustellen war, ist es mir für die beiden folgenden Lichtkeimer nicht gelungen, eine Keimung im Dunkeln durch Säure zu erzielen.

Gloxinia hybrida, über deren starke Abhängigkeit vom Licht ich schon weiter oben gesprochen habe, konnte, ebensowenig wie durch starke Temperaturerhöhung, durch Säuren verschiedener Konzentration und bei verschiedenen Temperaturen zur Keimung gebracht werden. Auch eine Kombination von Anstechen und Behandeln mit Säuren blieb ohne Erfolg. Ich sah deswegen von der Aufstellung von Tabellen ab.

Ebenso verhielt sich Ranunculus sceleratus indifferent gegen Säure; ich stellte zahlreiche Versuche sowohl im Keimapparat bei verschiedenen Temperaturen als in der Vermehrung im Dunkeln auf Säure verschiedener Stärke an (HCl 0,5; 0,2; 0,1; 0,01; 0,2; 0,05; H_2SO_4 0,2 mol.), aber ohne Erfolg. Auch das Anstechen der Schale und eine nachherige Behandlung mit Säure hatte keine Wirkung. Doch geht aus meinen Untersuchungen das Folgende hervor:

Alle untersuchten Samen, die vom Licht in der Keimung begünstigt werden, können, soweit dies

auch durch Temperaturerhöhung möglich ist, im Dunkeln durch den Einfluß von Säuren bei solchen Temperaturen zur Keimung gebracht werden, bei denen sie ohne diesen Einfluß nicht keimen. (Ob die Samen von Wasser- oder Landpflanzen stammen, spielt dabei keine Rolle.)

An diese Versuche mit Samen, die in der Keimung vom Licht begünstigt werden, schließe ich einige wenige Untersuchungen an, bei denen solche Samen, die keine oder nur äußerst geringe Beeinflussung durch das Licht erfahren, mit Säure behandelt wurden. Dies wurde mit Epilobium adnatum, E. montanum, E. angustifolium ausgeführt:

Tabelle 38.

Material	Epilobium adnatum gesammelt 28. VIII. 12		Epilobium angustifolium, gesammelt 18. VIII. 12				
Versuchsbedingungen	25° dunkel		22° hell und dunkel				
Beginn 5. III. 14 $^1/_2 5^h$ n.	HCl 0,05 mol.	Destilliertes Wasser	Beginn 16. XI. 12	HCl 0,2 mol.	Destilliertes Wasser	HCl 0,2	Destilliertes Wasser
				hell		dunkel	
7. III. 14 5^h n.	3 %	8 %	18. XI. 12	2 %	28 %	5 %	10 %
8. III. 14 9^h v.	7 %	63 %	19. XI. 12	3 %	54 %	8 %	43 %
8. III. 14 5^h n.	60 %	98 %	20. XI. 12	3 %	70 %	8 %	66 %
9. III. 14 5^h n.	100 %	100 %	22. XI. 12	3 %	79 %	8 %	80 %
			26. XI. 12	3 %	82 %	8 %	82 %

Bei den Samen von Epilobium adnatum erfolgte die Keimung auf Säure um ein Geringes langsamer als auf destilliertem Wasser. Die Beeinträchtigung durch die Säure war also ganz schwach. Dagegen wurde die Keimung der Samen von Epilobium angustifolium, die bei 22° keine Wirkung des Lichts mehr erkennen ließ, unter dem Einfluß von 0,2 molekularer Säurelösung beinahe vollständig verhindert, sowohl im Hellen wie im Dunkeln. Ganz ähnlich verhielt sich bei dieser Temperatur E. montanum gegenüber 0,2 mol. Säurelösung. Die Keimung der Samen der letzteren Art, die bei dieser Temperatur ebenfalls etwa gleich rasch im Hellen und Dunkeln verläuft, wurde durch 0,2 mol. HCl. beinahe vollständig verhindert.

Möglicherweise liegt für diese Samen die Temperatur von 22° schon zu hoch, um eine Lichtwirkung noch erkennen zu lassen; dann könnte man dieses Verhalten anschließen an das bei den früheren Samen Gesagte, bei denen bei entsprechend höherer Temperatur auch Beeinträchtigung für stärkere Säurekonzentrationen sich ergab. Klar läßt sich aber aus diesen Versuchen erkennen, daß die Säurewirkung in engem Zusammenhang mit der Lichtwirkung steht.

Von Wichtigkeit ist noch die Frage, welchen Einfluß verschiedene Säuren gleicher Konzentration bei der Keimung ausüben. Dies ersieht man aus folgenden Tabellen:

Tabelle 39.

Material	Epilobium hirsutum IV				
Versuchsbedingungen	25° dunkel. Substrat: HCl, HNO_3, H_2SO_4, H_3PO_4, je in 0,1 mol. Lösung.				
Beginn 31. I. 14	HCl	HNO_3	H_2SO_4	H_3PO_4	Destilliertes Wasser
	%	%	%	%	%
2. II. 14	0	21	0	0	0
3. II. 14	15	31	1	0	0
4. II. 14	31	37	1	1	0
6. II. 14	49	39	6	1	0
7. II. 14	55	39	10	1	0
9. II. 14	55	39	12	1	0
12. II. 14	56	39	12	1	0

Tabelle 40.

Material	wie im vorhergehenden Versuch.									
Versuchsbedingungen	25° dunkel. Essigsäure und Oxalsäure in 0,1 bzw. 0,03 Mol.									
Beginn 16. I. 14	Essigsäure		Oxalsäure	Destilliertes Wasser	Beginn 6. II. 14	Essigsäure		Oxalsäure		Destilliertes Wasser
	0,2	0,1	0,1 mol.			0,03		0,03		
						a	b	a	b	
					7. II. 14	2	2	0	0	0
19. I. 14	1	6	2	0	9. II. 14	3	2	0	1	0
21. I. 14	1	6	6	0	12. II. 14	3	2	0	1	0
22. I. 14	1	6	6	0	13. II. 14	3	2	0	1	0

Die Säurewirkung nimmt also nach folgender Reihe ab: HCl, HNO_3, H_2SO_4, CH_3COOH, $C_2H_4(COOH)_2$, H_3PO_4.

Diese Reihe läßt sich ungefähr mit der von Ostwald aufgestellten Tabelle für die Stärke der Säuren, gemessen an der Geschwindigkeit der Rohrzuckerinversion, vergleichen (vgl. Höber, S. 109):

$$HCl = 1{,}000$$
$$HNO_3 = 1{,}000$$
$$H_2SO_4 = 0{,}53^1)$$
$$CH_3COOH = 0{,}004$$

Es läßt sich daraus und aus den Beziehungen, die zwischen Keimung und Konzentration der gleichen Säure sich ergaben, der Schluß ziehen, daß die Säuren entsprechend der Konzentration ihrer Wasserstoffionen wirken. Dafür sprechen außerdem die später angeführten Versuche mit Salzen, bei denen dieselben Anionen, wie sie bei den Säuren zugegen waren, ohne Wirkung blieben.

Wirkungsdauer und Nachwirkung der Säuren.

Entsprechend den Versuchen über die Lichtintensität bin ich noch auf die Behandlung der Fragen eingegangen: Wie lange muß die Einwirkung der Säure dauern, bis sie den vollen Erfolg auslöst, und macht sich hierbei eine dem Licht entsprechende Nachwirkung bemerkbar? Hierzu habe ich folgende Versuche ausgeführt. Es wurden Samen von Epilobium hirsutum das eine Mal 24 Stunden, das andere Mal 48 Stunden auf saurem Substrat (0,1 mol. HCl) im Dunkeln belassen, sodann sorgfältig mit destilliertem Wasser von 25° abgewaschen, bis keine Reaktion mittels Lackmuspapier festzustellen war, und sodann auf destilliertes Wasser ins Dunkle gebracht. Zur Kontrolle wurden auch Samen, die vorher schon in destilliertem Wasser sich befanden, in eine andere Schale umgelegt; daß dabei Substratwechsel eine Wirkung gehabt hätte, wurde nicht beobachtet. (Vgl. dazu die gegenteilige Angabe für andere Samen von Gümbel 1913.)

[1]) $H_2SO_4 = 0{,}53$ läßt sich nicht direkt vergleichen, da in dieser Tabelle äquivalente Lösungen in Betracht kommen, während in meinen Versuchen äquimolekulare angewandt wurden.

Tabelle 41.

Material	Epilobium hirsutum IV									
Versuchsbedingungen	25°. Dunkel. Substrat: HCl 0,1 mol. und destilliertes Wasser.									
Beginn 3. III. 14	nach 24 Stunden auf destilliertes Wasser umgelegt (vom 3. bis 4. III. auf Säure)			nach 48 Stunden auf destilliertes Wasser umgelegt, Beginn 7. III. (vom 7. III. bis 9. III. auf Säure)			auf HCl, nicht umgelegt			destilliertes Wasser, nach 24 Stunden wieder auf destilliertem Wasser umgelegt
	a	b	%	a	b	%	a	b	%	%
5. III. 14	7	7	7				4	8	6	0
6. III. 14	9	9	9				18	27	22,5	0
7. III. 14	12	13	12,5				27	43	35	0
9. III. 14	13	19	16				38	52	45	0
10. III. 14	14	20	17	38	25	31,5	46	53	49,5	0
11. III. 14	14	20	17	46	39	42,5	48	53	50,5	0
12. III. 14	15	21	18	52	43	47,5	50	55	52,5	1
13. III. 14	15	21	18	52	43	47,5	51	55	53	2
16. III. 14	15	21	18	54	45	49,5	52	56	54	2
18. III. 14				54	45	49,5				

Dieser Versuch zeigt, daß eine Einwirkung der Säure von 24 Stunden noch nicht genügt, um die volle Wirkung auszuüben. Erst eine Wirkungsdauer von 48 Stunden beeinflußt die Samen so, daß sie nach dem Umlegen auf destilliertes Wasser ebenso stark keimen, als ob sie sich dauernd auf Säure befunden hätten. Es ist also auch hier ebensowenig wie für den Lichteinfluß eine momentane Wirkung der Säure zu konstatieren. Versuche mit vorhergehender Quellung, wie sie bei der Lichtwirkung ausgeführt wurden, sind hierzu nicht angestellt worden. Doch ergibt sich schon aus den angeführten Versuchen, daß eine dem Licht etwa gleichkommende Wirkungsdauer auch für die Säure anzunehmen ist. Es ist hiermit auch eine deutliche Nachwirkung der Säure festgestellt. Dies wurde bei Lythrumsamen ebenso gefunden.

Von Interesse erschienen mir noch Untersuchungen darüber, wie sich der Säureeinfluß bei gleichzeitiger Belichtung äußert. Hierzu sei folgender Versuch angeführt (s. Tab. 42, S. 837).

Aus diesem Versuch erkennt man, daß nicht, wie man hätte vielleicht erwarten können, eine Addition der Lichtwirkung und

Tabelle 42.

Material	Epilobium hirsutum IV					
Versuchsbedingungen	25° hell, ca. 70 H.-H. (Osramlampe). Substrat: HCl 0,05 mol. und destilliertes Wasser					
Beginn 5. III. 14	destilliertes Wasser			HCl		
	a	b	%	a	b	%
7. III. 14	24	17	20,5	14	6	10
8. III. 14	52	58	55	45	34	39,5
9. III. 14	70	68	69	55	54	54,5
11. III. 14	88	87	87,5	70	75	72,5
12. III. 14	100	91	96,5	75	81	78

der Säurewirkung stattfindet, sondern daß im Gegenteil eine Beeinträchtigung der Lichtwirkung durch die Säure erfolgt. Diese tritt allerdings bei den im Dunkeln optimal wirkenden Säurekonzentrationen nicht sehr stark in Erscheinung, dagegen bei höheren Konzentrationen, wie sich aus anderen Versuchen, sowohl an Epilobiumsamen als an Lythrumsamen feststellen ließ. Diese Wirkung läßt auch die für Epilobium angustifolium schon angeführte Tabelle 38 erkennen (S. 833).

Morphologische Verhältnisse.

Zum Verständnis des Folgenden muß kurz auf die durch die Säure hervorgerufenen gestaltlichen Veränderungen an den Keimlingen eingegangen werden, doch nur insoweit, als diese sich durch das bloße Auge erkennen ließen. Die aus der Schale austretenden Keimlinge hatten nämlich je nach der zu dem Versuch angewandten Konzentration ganz verschiedenes Aussehen. War die Konzentration nicht zu stark, so war zunächst kein Unterschied zwischen den Keimlingen zu erkennen, die auf Säure und auf destilliertem Wasser sich befunden hatten; doch machte sich nach einigen Tagen ein Unterschied dadurch bemerkbar, daß die Keimlinge, die auf Säure lagen, ihr Wachstum verlangsamten und schließlich einstellten. Bei stärkerer Konzentration wurde die Schale zwar ebenfalls noch gesprengt, das Würzelchen trat noch sichtbar heraus, blieb aber dann schon auf diesem Entwicklungspunkt stehen. Wurde die Konzentration noch stärker genommen, so fand auch keine Spren-

gung der Samenschale durch das Würzelchen mehr statt. Doch wurde auch bei einzelnen Samen, wie Verbascum und Scrophularia, bemerkt, daß trotz Überschreitung der optimalen Konzentration noch ein Austritt des Keimlings aus der Samenschale erfolgte; doch erschienen die Keimlinge sehr bald geschädigt, indem sich von der Wurzelspitze an eine Braunfärbung und allmähliche Zerstörung bemerkbar machte. Wurden die Samen wie in Versuch 41 auf destilliertes Wasser umgelegt, so wuchsen die Keimlinge vollständig normal weiter. Diesem Verhalten nach muß man eine zweifache Wirkung der Säure annehmen. Sie wirkt einerseits fördernd auf den Keimprozeß durch Beschleunigung desselben und andererseits (bei diesen Konzentrationen) schädigend auf das Wachstum des Keimlings; bei zu starker Konzentration macht sich diese letztere Wirkung so früh geltend, daß das Wachstum sofort oder bald nach seinem Beginn sistiert wird, so daß ein Austritt des Keimlings aus der Samenschale nicht mehr erfolgt.

Allgemeines über die Wirkung der Säuren.

Wenn man nach einer Erklärung der eben festgestellten Wirkung der Säuren bei der Keimung sucht, so steht man wiederum zunächst vor der Frage: Wirkt die Säure auf die Schale oder auf das Sameninnere? Crocker nimmt an, daß die bei der Keimung von anderen Samen festgestellte Wirkung von Säuren darauf zurückzuführen sei, daß die Samenschale derart von den Säuren verändert würde, daß sie für Wasser und Sauerstoff durchlässiger wird. Anders erklärt A. Fischer die von ihm aufgefundene Wirkung der Säuren bei der Keimung von Wasserpflanzensamen. Er lehnt die Annahme ab, daß es sich dabei um eine Wirkung der Säuren auf die Schale handle. Er schreibt darüber: »Die Samenhüllen sind ursprünglich schon für Wasser durchlässig und werden es nicht erst durch Behandlung mit Lösungen, denn die schwachen, bei der Keimung wirksamen Lösungen können den resistenten Membranen kaum etwas anhaben.« Auch die Untersuchungen Beckers geben einige Anhaltspunkte. Er fand, daß die ungleich verlaufende Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies im

wesentlichen auf die Schale zurückzuführen ist; Versuche aber, diese Unterschiede durch Chemikalien auszugleichen, wobei auch Säuren und Knopsche Nährlösung zur Verwendung kamen, schlugen fehl; es wurde entweder eine Begünstigung oder eine Beeinträchtigung durch die Chemikalien festgestellt, aber dann immer in gleicher Weise bei den verschiedenerlei Samen bzw. Früchten. Demnach liegt hier keine Wirkung der Chemikalien auf die Schale, sondern auf das Sameninnere vor.

Wenn ich die Wirkung der Säure bei den von mir untersuchten Samen in Betracht ziehe, so verweise ich zunächst auf die bei der Besprechung der Lichtintensität angeführten Gründe. Von einer Beeinflussung der Quellung durch die Säure kann nicht die Rede sein, denn diese verläuft im Dunkeln, wie wir gesehen haben, auch ohne Säure sehr rasch. Es könnte nur wieder in Betracht gezogen werden, daß die Säure die Samenschale verändert, durch welche Veränderung dann die Keimung erfolgen würde. Doch ist nicht einzusehen, warum eine solche Veränderung an ganz bestimmte Säurekonzentrationen gebunden sein soll und in so starker Abhängigkeit von der Temperatur vor sich gehen soll. Daß aber die Säure wirklich in das Sameninnere eindringt, habe ich, ähnlich wie das Eindringen von Wasser mittels Kobaltpapier, festgestellt, indem ich das Sameninnere auf Lackmuspapier auspreßte und dabei einen roten Fleck erhielt, wenn die Samen einige Zeit in saurem Substrat sich befunden hatten. Sehen wir demnach — und auch auf Grund der oben über das Licht mitgeteilten Tatsachen — von der Annahme ab, daß die Säure auf die Samenschale wirkt, und betrachten wir die Wirkung der Säure, wie sie sich auf das Sameninnere äußern kann.

Über die Mitwirkung von schwachen Säuren bei der Samenkeimung überhaupt ist sehr wenig bekannt. Beim Durchsehen von Pfeffers Physiologie und Czapeks Biochemie findet man beinahe nur Arbeiten angegeben, die sich mit der Beeinflussung des Wachstums der Keimlinge durch verschiedene Chemikalien beschäftigen, während über Arbeiten, die die Beeinflussung des Keimungsvorganges behandeln, kaum etwas zu finden ist. Es muß aber unbedingt zwischen solchen Untersuchungen, die sich mit dem Wachstum der Keimlinge beschäftigen, und solchen,

die über die Auslösung der Keimung handeln, streng geschieden werden.

Erst in neuester Zeit erschienen einige Arbeiten, die sich mit dem Einfluß schwacher Säuren auf dem Keimprozeß beschäftigen, so die schon früher angeführte Arbeit von A. Fischer (1907) über die Keimung von Wasserpflanzensamen, und von M. Promsy (1913) über die Keimung von zahlreichen Kultursamen, besonders solchen, die von sauren fleischigen Früchten stammen. A. Fischer nimmt zur Erklärung seiner Untersuchungen die für Reizerscheinungen charakteristischen Auslösungsprozesse an, wenn er sagt, daß die Ionen der Lösung (Säuren und Laugen) auf das ruhende Plasma keimfördernd wirken; er denkt sich das so, daß das ruhende Plasma, das man als nicht ionisiert ansehen könnte, durch Ionisierung erweckt wird und der nunmehr mobilisierte Embryo auf eigene Kraft die Keimung beginnt. Eine andere Erklärung der Säurewirkung findet sich bei Promsy. Sie schreibt auf Grund ihrer Untersuchungen, daß zahlreiche Samen durch Anwesenheit von Säurelösungen (org. wie anorg.) im Keimbett begünstigt werden: »Man weiß nach Neumeister, daß gewisse Samen beim Keimen ein Pepsinferment produzieren, das wie bei den Tieren Eiweißstoffe nur in saurer Lösung zersetzt (Kürbis, Mohn, Mais und vielleicht Getreide); nach andern Autoren enthalten dagegen Lupinussamen ein Trypsinferment, das besser in alkalischer Lösung wirksam ist. Nun wird nach unseren (M. Promsys) Erfahrungen die Keimung der Gurken-, Mais- und Getreidesamen durch Säure begünstigt, während die der Lupinen durch dieselben Substanzen gehemmt wird. Uns scheint, daß hier mehr als bloß eine zufällige Übereinstimmung vorliegt, und daß der Einfluß der Säure sich ändert, je nachdem sie im Samen eine für die fermentative Wirksamkeit günstige oder ungünstige Reaktion ausübt.« Danach nimmt Promsy eine rein chemische Wirkung der Säure bei der Keimung an (vgl. dazu auch Borowikow).

Nehmen wir zunächst an, es handle sich um einen Reiz, so müßte man an einen Wachstumsreiz denken. Abgesehen davon, daß das Licht auf das Wachstum nicht fördernd, sondern hemmend wirkt, wurde durch Nabokich (1910) gezeigt, daß Keim-

linge von Helianthus durch Säurekonzentrationen von über 0,001 normal getötet werden, bei niedrigeren Konzentrationen wirken die Säuren stimulierend; doch üben diese Wirkung nicht die Wasserstoffionen, sondern der Säurerest aus. Konzentrationen aber, wie ich sie für meine Samen als optimal für die Keimung gefunden habe, sind tötlich, so z. B. 0,05 bis 0,005 normal H_2SO_4-Lösungen schon bei 19stündiger Einwirkung. Das Wasserstoffion wirkt nach den Untersuchungen von Nabokich auf die Keimlinge unbedingt schädlich; dies haben, wie oben ausgeführt, ja auch meine Untersuchungen ergeben. An einen Wachstumsreiz läßt sich also nicht denken; dann ist es aber nicht leicht möglich, überhaupt einen Reiz anzunehmen, denn dann müßte man annehmen, daß eine und dieselbe Konzentration zuerst begünstigend und dann schädigend auf dasselbe Plasma wirkte.

Es erscheint mir deshalb besser, die Säure nicht als ein die Keimung im Dunkeln durch Wirkung auf das Plasma auslösendes Agens zu betrachten, sondern anzunehmen, daß sie rein chemische Wirkungen ausübt, indem sie bei einer schon durch die Temperatur ausgelösten chemischen Reaktion katalytisch wirksam ist. Hierfür sprechen im Zusammenhang folgende Tatsachen:

1. Die Keimung verläuft auch ohne die Anwesenheit der Säuren bei einer mittleren Temperatur, wenn auch sehr langsam.

2. Eine Erhöhung der Temperatur hat wie bei andern endothermen chemischen Reaktionen eine raschere Keimung auch im Dunkeln ohne Einfluß von Licht oder Säure zur Folge.

3. Durch den Einfluß der Säure wird die bei mittlerer Temperatur vor sich gehende langsame Keimung sehr stark beschleunigt. Ist die Temperatur niedriger, so daß im Dunkeln überhaupt keine Keimung auftritt, bei Lythrum salicaria z. B. schon bei 23°, so bringt auch die Säure keine merkliche Beschleunigung hervor, obwohl dabei Quellung erfolgt und diese Temperatur nicht so niedrig ist, daß eine Wirkung auf das Plasma unmöglich wäre. Daraus ist zu schließen, daß die bei dem Keimprozeß sich abspielenden Reaktionen bei solchen Temperaturen noch zu langsam verlaufen oder gar nicht verlaufen, als daß sich eine beschleunigende Wirkung der Säure geltend machen könnte. Anders liegt dies beim Einfluß des

Lichtes. Dieses vermag auch schon hier eine, wenn auch noch schwache Wirkung auszulösen, vielleicht infolge seiner größeren Energiezufuhr.

4. Die Säuren wirken wie bei anderen chemischen Prozessen, welche durch sie katalytisch beeinflußt werden, so, daß die Beschleunigung proportional der Konzentrationen der Wasserstoffionen erfolgt.

5. Die Wirkung der Säure ist nicht »explosiv«, sondern es ruft erst eine längere Einwirkungsdauer erhebliche Reaktion hervor. Erst nach 48stündiger Einwirkung erzielt man die volle Wirkung. Wie bei anderen katalytischen Reaktionen liegt hier eine Nachwirkung nach Entfernung des Katalysators vor (Wirken Säure und Licht zusammen, so wird bei mittleren Lichtintensitäten und optimalen Säurekonzentrationen die Wirkung der Säure von der Lichtwirkung überdeckt. Stärkere Konzentrationen machen sich hierbei, wie auch im Dunkeln, durch ihre sekundäre, das Wachstum hemmende Wirkung geltend.)

Die Wirkung anderer Stoffe bei der Keimung.

Enzyme.

In einer früheren Abhandlung habe ich gemeinsam mit Lehmann darauf hingewiesen, daß durch proteolytische Enzyme im Dunkeln eine Keimung zu erzielen ist und daß dabei offenbar katalytische Wirkungen derselben mitspielen. Schon damals wurde angeführt, daß die Förderung durch Enzyme oft sehr unregelmäßig in die Erscheinung trat. Im Verlaufe der seitherigen Untersuchungen habe ich daraufhin noch eine große Anzahl von Versuchen über den Einfluß von Enzymen bei der Keimung »lichtempfindlicher« Samen angestellt. Ich habe dabei ganz ähnliche Ergebnisse wie früher mit häufig sehr starker Förderung erhalten, immer aber ziemlich erhebliche Unregelmäßigkeiten gefunden. Ich möchte deshalb vorläufig noch darauf verzichten, diese Ergebnisse mitzuteilen, und habe deshalb auch bei den vorhergehenden Erörterungen die Annahme einer katalytischen Wirkung des Lichtes ohne Berücksichtigung der Enzyme zu stützen gesucht.

Laugen und Salze.

Im Anschluß an A. Fischers Funde, daß den OH-Ionen bei der Keimung von Wasserpflanzensamen eine ähnliche Wirkung zukommt wie den H-Ionen, habe ich an Lichtkeimern einige Versuche mit Laugen angestellt. Doch machen diese Untersuchungen keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Ich untersuchte Epilobium hirsutum unter dem Einfluß von: NaOH von folgenden Konzentrationen: 0,4; 0,1; 0,05; 0,005; mol. bei 22°. Hierbei habe ich nie eine Keimung erzielt (innerhalb 14 Tagen); ferner NaOH von: 0,4; 0,2; 0,05; 0,02 mol. bei 30°; auch hier erschienen innerhalb 14 Tagen höchstens 1 bis 2%. Auch auf KOH (0,2 mol.) $Ca(OH)_2$, $NH_4(OH)$ erfolgte innerhalb 10 Tagen bei 22° keine Keimung. Eine Begünstigung der Keimung durch Laugen konnte also nicht festgestellt werden, dagegen eine starke Hemmung; denn bei 30° müßte normalerweise die Keimung rasch (in 3 bis 4 Tagen) vor sich gegangen sein. Man könnte danach entweder eine Giftwirkung der Laugen auf das Plasma annehmen oder aber ließe sich diese Wirkung chemisch derart erklären, daß auch die Laugen katalytisch wirken. Bei einer solchen Reaktion aber könnten bei der Katalyse durch Laugen andere Reaktionsprodukte entstehen als bei der Katalyse durch Säuren, welche für die Keimung ungünstig oder wertlos sind (siehe hierzu die Esterkatalyse durch OH- und H-Ionen bei Höber).

Ohne Wirkung bei der Keimung von Epilobium hirsutum Samen wurden auch folgende Salze befunden: KCl (0,2 mol.); KNO_3 (0,1); K_2CO_3 (0,1); KBr (0,2); KJ (0,2); Na_2PO_4 (0,02 und 0,1); $FeCl_3$ (0,1); 0,2; 0,06; 0,02; 0,01;) $MnSO_4$, 0,2; 0,06; 0,02; 0,01) $MnCl_2$ (0,1). Weiter ausgedehnt wurden diese Versuche nicht. Indessen bestätigen sie nochmals, daß bei Säuren nicht der Säurerest, sondern das H-Ion wirksam ist, sonst müßte auch auf Salzen mit demselben Säurerest eine Wirkung sich gezeigt haben.

Nachdem die Wirkung der Säure als katalytisch aufgefaßt wurde, ist nur ein Schritt dazu, auch die Wirkung des Lichtes bei der Keimung als reaktionsbeschleunigend anzusehen; demnach ist folgende Erklärung der bei der Lichtkeimung festgestellten Tatsachen sehr wahrscheinlich: Die Keimung der Samen

ist eine chemische Reaktion, bei der Reservestoffe eine Umlagerung erfahren und zwar, wie Zaleski annimmt, die durch Enzyme ausgelöste reversible Reaktion der Reifung der Samen. Diese Reaktion geht bei den durch das Licht begünstigten Samen von einer gewissen Temperatur ab im Dunkeln sehr langsam vor sich. Licht und Säure beschleunigen dieselbe. Bei höherer Temperatur wird schon durch diese selbst eine derartige Erhöhung der Keimungsgeschwindigkeit erzielt, daß der Einfluß des Lichtes sich nur noch untergeordnet bemerkbar macht. Bei höheren Temperaturen genügt also schon eine ganz geringe Lichtintensität, um diese Reaktion katalytisch zu beschleunigen. Was den Sauerstoff anlangt, so braucht dessen Einfluß danach nicht notwendig auch als katalytisch angenommen zu werden, denn es ist möglich, daß er in die betr. Reaktionen als Teilnehmer eingeht.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Im Zusammenhang lassen sich die in den vorhergehenden Untersuchungen behandelten Fragen folgendermaßen beantworten:

Ähnlich, wie dies von früheren Autoren festgestellt worden war, ergab sich für eine Reihe von Samen, daß die Lichtkeimung sehr stark von der Temperatur abhängig ist.

Unter sonst gleichen äußeren Bedingungen verlief die Keimung je nach der Stärke der Beleuchtung verschieden. Es machte sich hierbei ein Unterschied nicht nur zwischen verschiedenen Samenarten geltend, sondern auch Samen derselben Art verhielten sich der Lichtintensität gegenüber (ähnlich wie auch gegenüber der Temperatur) verschieden, wenn sie sich nach Alter oder Herkunft unterschieden. Untersuchungen an Samen gleichen Alters und gleicher Herkunft ergaben, daß die Wirkung der Lichtintensität stark an die angewandten Temperaturen gebunden ist; im allgemeinen zeigte sich, daß bei niedrigeren Temperaturen stärkere Belichtung nötig war als bei höheren Temperaturen; bei Temperaturen, die schon in der Nähe der Grenze lagen, oberhalb welcher bereits Keimung im Dunkeln erfolgte, genügten schon sehr schwache Beleuchtungs-

stärken, um die Keimung erheblich zu beeinflussen. Die niedrigste noch wirksame Beleuchtungsstärke lag für eine Samensorte von Epilobium hirsutum bei 20° zwischen 3 und 0,5 H.-K.; bei 25° dagegen war mit $^1/_{400}$ H.-K. die untere Grenze der Beleuchtungstärke noch nicht erreicht. Es zeigte sich also, daß noch außerordentlich niedere Beleuchtungsintensitäten die Keimung erheblich beeinflußten.

Auch die Beleuchtungsdauer ist abhängig von der Temperatur, außerdem sehr stark von der Beleuchtungsstärke. Je höher die Temperatur und je stärker die Beleuchtung war, desto kürzer mußten die Samen belichtet werden. Im allgemeinen wurde bei 48stündiger Beleuchtung durch mittlere Intensitäten (70 H.-K.) der volle Erfolg erzielt. Auch wenn die Samen vorher im Dunkeln gequollen worden waren, äußerte sich die Lichtwirkung nicht momentan; auch dann war noch für die meisten Samen eine Dauer der Belichtung von 20 bis 48 Stunden nötig, um eine entsprechende Keimung zu erzielen. Auf die Quellung der Samen von Epilobium hirsutum wirkte das Licht nicht ein; ebenso ist nach meinen Untersuchungen die Annahme sehr unwahrscheinlich, daß das Licht die Samenschale derart beeinflußte, daß dadurch die Keimung ausgelöst wurde. Das Licht wirkt vielmehr auf das Sameninnere. Parallelen mit bekannten Lichtreizerscheinungen ließen sich schwer finden; das Verhalten der Samen bei der Keimung läßt sich besser erklären, wenn man die Lichtwirkung katalytisch auffaßt.

Stark beeinflußt wurde die Keimung vieler »lichtempfindlicher« Samen durch schwache Säuren. Sie konnten alle, soweit sie untersucht wurden und soweit sie auch durch entsprechende Temperaturerhöhung im Dunkeln keimten, bei solchen Temperaturen durch Säureeinfluß zur Keimung gebracht werden, bei denen sie ohne diesen Einfluß nicht keimten. Dies wurde festgestellt für Samen von Epilobium hirsutum, Epilobium roseum, Epilobium paviflorum, Lythrum Salicaria, Srophularia nodosa, Verbascum thapsiforme, Digitalis purpurea, Oenothera biennis. Dabei war die Wirkung der Säure an bestimmte optimale Konzentrationen gebunden, die je nach Samenart und Temperatur verschieden waren. Stärkere Konzentrationen hatten Schädigung der Keimlinge zur Folge. Ab-

gesehen von den Einflüssen der Quellung und sekundären Schädigungen verlief die Keimung etwa proportional der Säurekonzentration, und die Wirkung verschiedener Säuren nahm entsprechend ihrer »Stärke« ab, so daß HCl und HNO_3 am besten wirkten. Demnach wirkten die Säuren entsprechend der Konzentration ihrer Wasserstoffionen. Die Säurewirkung steht in engem Zusammenhang mit der Lichtwirkung; denn Samen, wie Epilobium montanum und Epilobium adnatum, die den andern verwandtschaftlich sehr nahe stehen, aber bei entsprechenden Temperaturen vom Licht nicht beeinflußt werden, wurden durch die gleichen Säurekonzentrationen geschädigt, durch welche die andern Epilobiumsamen begünstigt wurden.

Ebensowenig wie das Licht wirkte die Säure momentan; bei mittleren Konzentrationen war eine Wirkungsdauer von annähernd 48 Stunden nötig, um den vollen Erfolg der ständigen Einwirkung auszulösen. Da die Säure auf zweierlei Weise wirkt, die Keimung günstig, das Wachstum der Keimlinge ungünstig beeinflußt, so ist ein Wachstumsreiz durch die Säure bei der Lichtkeimung nicht anzunehmen. Die Säure ist daher nicht als ein die Keimung im Dunkeln durch Wirkung auf das Plasma auslösendes Agens zu betrachten, sondern besser als Katalysator bei einer durch die Temperatur und andere Einflüsse ausgelösten Reaktion. Dadurch findet auch die Annahme, daß das Licht katalytisch wirkt, eine Stütze.

Literatur.

1. Baar, H., Über den Einfluß des Lichtes auf die Samenkeimung und seine Abhängigkeit von anderen Faktoren. Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. 1912. **121.**
2. Becker, H., Über die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies. Beih. bot. Centralbl. 1912.
3. Cieslar, Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung der Samen. Forsch. auf dem Geb. d. Agrikulturphys. 1883. **6.**
4. Clark, O. L., Über negativen Phototropismus bei Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. 1913. **5.**
5. Crocker, W., Role of Seed Coats in Delayed Germination. Bot. Gaz. 1906. **42.**
6. —, Germination of Seeds of Water Plants. Ebenda. 1907. **44.**
7. Czapek, Biochemie der Pflanzen. 1913.

8. Dorph-Petersen, Aarsberetning fa Dansk Froekontrol 1904—1910.
9. Figdor, W., Über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung der Samen einiger Gesneriaceen. D. B. G. 1907.
10. Fischer, A., Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize. Ebenda. 1907.
11. Gaßner, G., Über die Keimungsbedingungen einiger südamerikanischer Gramineensamen. I. Ebenda. 1910.
12. —, Dasselbe. II. Ebenda. 1910.
13. —, Vorläufige Mitteilung neuerer Ergebnisse meiner Keimungsuntersuchungen mit Chloris ciliata. Ebenda. 1910. **29.**
14. —, Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes und des Temperaturwechsels auf die Keimung von Chloris ciliata. Jahrb. d. Hamb. Wissensch. Anst. 1911. Beih. 3.
15. Gümbel, H., Untersuchungen über die Keimungsverhältnisse verschiedener Unkräuter. Landw. Jahrb. 1913.
16. Haack, Die Prüfung des Kiefernsamens. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. 1912.
17. Heinricher, E., Ein Fall beschleunigender Wirkung des Lichtes auf die Samenkeimung. D. B. G. 1899. **17.**
18. —, Notwendigkeit des Lichtes und befördernde Wirkung desselben auf die Samenkeimung. Beih. bot. Centralbl. 1912.
19. —, Die Beeinflussung der Samenkeimung durch das Licht. Wiesnerfestschrift 1908.
20. —, Die Samenkeimung und das Licht. D. B. G. 1908.
21. —, Samenreife und Samenruhe der Mistel (Wiscum album) und die Umstände, welche die Keimung beeinflussen. Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. 1912.
22. Höber, Chemie der Zelle. 1911.
23. Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1913.
24. Kinzel, W., Über den Einfluß des Lichts auf die Keimung »lichtharter« Samen D. B. G. 1907. **25.**
25. —, Die Wirkung des Lichtes auf die Keimung. Ebenda. 1908. **26.**
26. —, Lichtkeimung, ergänzende Bemerkung zu 1907 und 1908. Ebenda. 1908. **26.**
27. —, Lichtkeimung, Erläuterungen und Ergänzungen. Ebenda. 1909. **27.**
28. —, Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. 1913.
29. Laage, Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossprossen. Beih. bot. Centralbl. 1906.
30. Laschke, Einige vergleichende Untersuchungen über den Einfluß des Keimbettes, sowie des Lichtes auf die Keimung verschiedener Sämereien. Landw. Versuchsstat. 1907.
31. Lehmann, E., Neuere Untersuchungen über Lichtkeimung. Zeitschr. f. Bot. 1909.
32. —, Zur Keimungsphysiologie und -Biologie von Ranunculus sceleratus und einiger anderer Samen. D. B. G. 1909.
33. —, Neuere Untersuchungen über Lichtkeimung (Sammelreferat). Jahresber. d. Vereinigg. f. angew. Bot. 1911.
34. —, Temperatur und Temperaturwechsel in ihrer Wirkung auf die Keimung lichtempfindlicher Samen. Ber. d. d. bot. Ges. 1911.
35. —, Über die Beeinflussung der Keimung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. Zeitschr. f. Bot. 1912.

36. —, Über katalytische Lichtwirkung bei der Samenkeimung. Biochem. Zeitschr. 1913. **50.**
37. —, und Ottenwälder, A., Über katalytische Wirkung des Lichtes bei der Keimung lichtempfindlicher Samen. Ebenda. 1913.
38. Liebenthal, E., Praktische Photometrie. Braunschweig. 1907.
39. Linsbaur, L., Über photochemische Induktion bei der Anthocyanbildung. Wiesnerfestschrift. Wien. 1908.
40. Lubimenko, W., Influence de la lumière sur la germination des graines. Rev. gén. bot. 1911. **23.**
41. Munerati, O., und Zapparoli, T. V., L'influenza dell' alternanza dell' umidità e della siccità Malphighia. 1912.
42. Nabokich, Über die Wachstumsreize. Beih. bot. Centralbl. 1910. **26.**
43. Neuberg, C., Chemische Umwandlungen durch Strahlenarten. Biochem. Zeitschr. 1908. **13.** 1910. **27.** 1910. **29.** 1912. **39.**
44. —, Beziehungen des Lebens zum Licht. Berlin. 1913.
45. Nobbe, Handbuch der Samenkunde. 1876.
46. —, Fr., Übt das Licht einen vorteilhaften Einfluß auf die Keimung der Grassamen aus? Landw. Versuchsstat. 1882. **5.** 1883. **27.**
47. Oppenheimer, Fermente. 1909. **2.**
48. Palladin, W., Pflanzenphysiologie. Berlin. 1911.
49. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 1904.
50. Plate, F., Ricerche sui fenomeni d'imbizione dei semi di »Avena sativa«. Rendiconti R. Ac. Lincei. Roma. 1913. **22,** Serie 5 a 20. sem. 3 p.
51. Pringsheim, E. G., Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin. 1912.
52. Promsy, Du Role des Acides dans la germination. 1913.
53. Raciborski, Extrait du Bulletin de l'institut botanique de Buitenzorg. 1900. **6.**
54. Richter, O., Sitzungsber. Wien Akad. I. 1906.
55. Sachs, Über die Keimung des Samens von Allium Cepa. Bot. Zeitg. 1863. **8** und **9.**
56. —, Zur Keimungsgeschichte der Gräser. Ebenda. 1862.
57. —, Die Pflanzen und das Auge als verschiedene Reagentien für das Licht. Arbeiten d. bot. Inst. in Würzburg. 1874. **2,** Heft VII. S. 276.
58. —, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1887.
59. Sattler, E., Beiträge zur Lebensgeschichte der Tomatenpflanze. Diss. Tübingen. 1912.
60. Shull, Ch., The oxygen minimum and the germination of Xanthium seeds. Bot. Gaz. 1911.
61. —, Semipermealbility of Seed coats. Ebenda. 1913.
62. Wassiljeff, N., Die Umwandlung der stickstoffhaltigen Stoffe in reifenden Leguminosensamen. Journ. f. experiment. Landwirtschaft. (Russisch.)
63. —, Eiweißbildung in reifenden Samen. Ber. d. d. bot. Ges. 1908. **26a.**
64. Zaleski, Zur Kenntnis der Stoffwechselprozesse im reifenden Samen. Beih. bot. Centralbl. 1911. **27.** I.

Lebenslauf.

Ich bin geboren am 29. Oktober 1890 zu Kerkingen O.-A. Nehresheim in Württemberg als Sohn des Hauptlehrers Joh. Ottenwälder. Ich besuchte zuerst das Gymnasium und dann das Realgymnasium zu Heilbronn, und verließ die letztere Anstalt mit dem Zeugnis der Reife im Herbst 1909. Darauf widmete ich mich dem Studium der Naturwissenschaften, zuerst 4 Semester in Stuttgart an der Technischen Hochschule und darauf 5 Semester in Tübingen bis zum W.-S. 1913/14. Am 7. Juli 1914 bestand ich das Rigorosum bei der naturwissenschaftlichen Fakultät in Tübingen. Meine Lehrer waren in Tübingen die Herren Professoren v. Vöchting, Lehmann, Winkler, Blochmann, v. Koken †, Pompeckj, Wislicenus; in Stuttgart Fünfstück, v. Hell, Sauer, Ziegler.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut Tübingen vom Sommer 1912 bis Sommer 1914 ausgeführt. Es ist mir ein Bedürfnis, dem Vorstand desselben,

Herrn Prof. Dr. v. Vöchting,

für das rege Interesse, das er meiner Arbeit stets entgegenbrachte, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Ganz besonderen Dank sage ich

Herrn Prof. Dr. Lehmann,

der die Anregung zu dieser Arbeit gab, für seine wertvolle Unterstützung, die er mir jederzeit im reichsten Maße zuteil werden ließ.

Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff)
Rudolstadt.